

Über den Erbgang des sepalodie- und des cruciata-Merkmals der Oenotheren

II. Mitteilung

Die Verbindungen von purpurata sepaloid
mit normalkronigen Arten

von

GÜNTHER ROSSMANN

1961

Über den Erbgang des sepalodie- und des cruciata-
Merkmals der Oenotheren

II. Mitteilung

Die Verbindungen von purpurata sepaloid mit normal-
kronigen Arten

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Günther Rossmann
aus
Augsburg-Stadtbergen

Juli 1961



Berichterstatter: 1. Doz.Dr.Fr.Schötz
2. Prof.Dr.H.Merxmüller

Tag der mündlichen Prüfung: 13.12.1961

V o r w o r t

=====

Unter Leitung von Herrn Professor O. RENNER wurden von mir in den Jahren 1956 bis 1960 am Botanischen Institut der Universität München Versuche zur Gonenkonkurrenz und zur selektiven Befruchtung, zur Herstellung tetraploider und hochpolyploider Formen, zum Erbgang der Behaarung, der Sepalodie der Petala und des cruc-Merkmals durchgeführt. Dazu kommen cytologische und genetische Analysen von *Oenothera coronifera*, *grandiflora* Lissabon, *perangusta rubricalyx*, *parviflora* Waldenburg, *M-lamarckiana* und *nuda*. Im ganzen wurden etwa 60 000 Pflanzen verarbeitet. Die Versuche dauern noch an.

Aus diesem umfangreichen Material wurden zunächst die Versuche zum Erbgang der Sepalodie der Petalen und des cruciata-Merkmals herausgegriffen und sollen in 4 eng aneinander anschließenden Mitteilungen veröffentlicht werden, deren zweite hier vorgelegt wird.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

E i n l e i t u n g

=====

In meiner ersten Arbeit (Manuskript druckfertig, ROSS-MANN 1961) wurde die cytologische und genetische Analyse von *Oe. coronifera* und das Herausspalten eines neuen Sepalodiemerkmals in einer der Folgegenerationen von *Oe. (coronifera × purpurata) quaestipurpurata* behandelt. Unter Sepalodie versteht man nach der bei OEHLKERS (1930 b, S. 971) zitierten Definition PENZIGS "die Umwandlung eines Phyllomes in ein kelchblattähnliches Organ"; es fallen also unter diesen Begriff zunächst auch noch die cruciata-Merkmale der *Oenotheren* und *Epilobien*. Im folgenden sollen die Ausdrücke sepaloid und sepalodisch jedoch nur mehr für das neue Merkmal verwendet werden, während die bisher bekannten kelchblattähnlichen Umbildungen der Petalen bei den *Oenotheren* nur noch als cruciat (cr) bezeichnet werden.

Es konnte nachgewiesen werden, daß das neu aufgetretene Merkmal durch eine spontane Mutation im *purpurata*-Komplex (nach Bastardierung mit *coronifera*) entstanden war. Auch die anatomisch-histologischen Unterschiede zwischen sepalodischen und cruciaten Petalen der *Oenotheren* sind dort beschrieben. Desgleichen wurde auf die Homologie zwischen dem sep-Merkmal der *Oenotheren* und dem "cruc"-Merkmal von *Epilobium hirsutum cruciatum* hingewiesen.

Die im folgenden dargestellten Untersuchungen beschäftigen sich mit den Kreuzungen von normalkronigen (Sep) Arten mit sepalodischer (= sepaloider) kleinblütiger *purpurata* und den Spaltungen dieser Verbindungen in den Folgegenerationen, sowie mit der Lokalisation der

Sep-sep Faktoren. Sie stellen die Grundlage dar für die Kreuzungs- und Spaltungsanalyse von Verbindungen zwischen cruciaten und sepalodischen Formen. Erst wenn diese Analyse durchgeführt ist, kann zu den eng mit dem cruciata-Merkmal zusammenhängenden Problemen, wie somatische Konversion oder somatisches Crossing-over neu Stellung genommen werden. Auch die Frage nach der Polymerie, multiplen Allelie oder Pseudo-allelie des cruciata-Merkmals kann erst dann behandelt werden. Dieser Problemkreis, bei *Oenothera* lange Jahre durch OEHLKERS (1930, 1930a, 1935, 1938, 1946), SIEBS (1939) und vor allem durch RENNER (9 Arbeiten von 1937 bis 1959) untersucht, hat in letzter Zeit durch Arbeiten von BEADLE (1956, 1957 a und b), BRINK (1954 - 1960), CATCHESIDE (1956, 1959), ERNST (1942, 1957), GLASS (1957), GOLDSCHMIDT (1949, 1950, 1952, 1957, 1958), HAGEMANN (1958), LAWRENCE and BONNER (1957), LEDERBERG (1955, 1956, 1957), LINDEGREEN und Mitarbeiter (1949 - 1956, 1958), McCLINTOCK (1950, 1951, 1956), MECHELKE und H.STUBBE (1954), MIKULA (1961), MITCHELL, H.K. (1957), MITCHELL, M.B. (1955 a und b, 1956), MULLER (1956, 1961), REIMANN-PHILIPP (1955), RESENDE (1954), SERRA (1959), STERN (1936), WEIDEL (1955), WINGE (1955, 1959, 1960), WINGE und ROBERTS (1953, 1954), um nur einige zu nennen, wieder sehr an Interesse gewonnen.

Neben der Festlegung des Vererbungsmodus von Sep - sep wurde soweit möglich die Spaltungsanalyse auch für andere Merkmale weitergeführt. Eine kurze Übersicht über die Verbreitung des Maculatafaktors und einiger Behaarungsfaktoren ist ebenfalls eingefügt.

Die für das Gesamtproblem einschlägige Literatur wurde bereits in der ersten Mitteilung zusammengestellt. Es brauchen daher hier nur mehr die unmittelbar mit der Spaltungsanalyse zusammenhängenden Arbeiten erwähnt werden.

A. Material und Methode

=====

Der Großteil der für die Kreuzungen verwendeten Arten stammt aus den Kulturen von Herrn Professor RENNER und Herrn Dr. SCHÖTZ; mehrere neue, in der Folge mit (Cl.) gekennzeichnete Arten wurden in dankenswerter Weise von Herrn Professor CLELAND zur Verfügung gestellt, einige Sippen stammen von Herrn Dr. CHROMETZKA und Herrn Dr. KAPPUS, eine habe ich selbst gesammelt.

Im einzelnen wurden als Ausgangsmaterial verwendet :

a) normalkronige Arten:

Oe. *ammophila* FOCKE; Oe. *ammophila* subsp. *germanica* (BOEDIJN als Art) RENNER; *argillicola* MACKENZIE, *bauri* BOEDIJN (= *hungarica* BORBAS); *biennis* L. Sippe aus München, in der Folge als *biennis* Mü. bezeichnet; *biennis* Sippe vom Lech; *biennis* Sippe von Bad Dürkheim (CHROM.) *biennis* var. *sulfurea* von Luckenwalde; *biennis* *sulfurea* von Hochspeyer; *biennis* L. var. *angustifolia* RENNER, von Ludwigshafen; *biennis* *angustifolia* von Hochspeyer (CHROM.); Buck Creek (Cl.); *chicaginensis* St. (= Standardsippe) (DE VRIES); *cockerelli* DE VRIES, *coronifera* RENNER von Kloster Zinna; Dalton (Cl.); *grandiflora* AIT. (weitertranslocierte Sippe von Cl.); "grandiflora" Lissabon; *hookeri* T. et G: Standardsippe, in der Folge als *hookeri* St. bezeichnet; *hookeri* mit *biennis* Plastiden, in der Folge mit *hookeri* bi bezeichnet; Indian River (Cl.); Iowa II (Cl.); Iowa VI (Cl.); Iowa XII (Cl.); Iron Mountain (Cl.); R-lamarckiana Ser. Standardsippe

von Heribert Nilson, in der Folge bezeichnet als *lamarckiana* St.; *lamarckiana* mut. *blandina* von DE VRIES, in der Folge als *blandina* St. bezeichnet; M-*lamarckiana* von RENNER hergestellt und viel verwendet; *lamarckiana* mut. *vetaurea* von Shull, in der Folge als *lamarckiana* vet. bezeichnet; *lamarckiana* *excruciata*; Moncton (Cl.); *parviflora* L. Sippe aus Waldenburg; *perangusta* *rubricalyx* (von Gall); *purpurata* KLEBAHN (spontan im Garten aufgetreten, sonst nirgends mehr gefunden), in der Folge als *purpurata* St. bezeichnet; *rubricaulis* KLEBAHN Sippe von Thorn; *rubricuspis* RENNER von Neu-Isenburg; *silesiaca* RENNER; *suaveolens* DESF. von Fontainbleau in der Folge als *suaveolens* Std. bezeichnet; *suaveolens* Sippe von Grado; *suaveolens* Sippe von Fünfkirchen; *suaveolens* "durchgewachsen", Sippe von Kehl (Kappus); *suaveolens* Weißherz; *suaveolens* *sulfurea* Hirschgarten von Friedrichshagen; *syrticola* BARTL. (= *muricata* AUT.) Sippe von Ulm, in der Folge bezeichnet als *r-syrticola*; *syrticola* *rotnervige* Sippe von Venedig, in der Folge als *R-syrticola* bezeichnet.

b) Cruciate Arten und Sippen:

Biennis cruciata KLEBAHN aus der Lüneburger Heide; *biennis* L. var. *angustifolia* cruc. RENNER, von Ludwigs-hafen; cruc. II (Cl.) (propably from Vermont).

c) Die in meinen Kulturen neu entstandene extrem sepaloide purpurata groß- und kleinblütig und ihre Abkömmlinge.

d) Zu Vergleichszwecken stand mir neben einigen normal-kronigen Arten auch *Epilobium hirs. cruc.*, in der von ESCHENBECHER 1956, Seite 90, beschriebenen Form zur Verfügung. Die ursprüngliche De VRIESsche Sippe von Woolpit in England (s. DE VRIES 1903, S. 601) ist ausgestorben.

Auf die Methodik braucht nicht mehr näher eingegangen zu werden, da diese in Mitteilung I ausführlich beschrieben wurde.

Wie bisher wurden die Photographien vom Institutsphotographen Herrn E. KRAUSE in dankenswerter Weise hergestellt. Die gärtnerische Betreuung der Pflanzen im Freiland erfolgte durch Kräfte des Botanischen Gartens, wofür ich den Herren Amtmann FISCHER, Amtmann SCHACHT und Oberverwalter GROEGER herzlich danke.

Dank schulde ich auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Bayrischen Akademie der Wissenschaften für finanzielle Unterstützung.

B. E r g e b n i s s e

=====

I. Die F₁

Um zu prüfen, ob der sep-Faktor etwa rezessiv in irgend einer unserer Standardarten mitgeschleppt wird, was ja bei komplexheterozygotischen Oenotheren infolge der Chromosomenverkettung durchaus möglich ist, wurde *purpurata sep* mit möglichst vielen Komplexen normal-kroniger Arten durch Kreuzung verbunden. Da aus vielen Arbeiten über den Erbgang des *cruciata*-Merkmals bei Oenotheren bekannt ist (DE VRIES 1900, 1903, 1906, 1913; KIEBAHN 1914, 1925; MAC DOUGAL, VAIL, SHULL and SMALL 1905, 1907; STOMPS 1912, 1913; GERHARD 1929; OEHLKERS 1930, 1930a, 1935, 1938; RENNER 1937-1959; SIEBS 1939, u.a.), daß bei verschiedenen Kreuzungen zwischen normalkronigen und *cruciata* Typen bereits

in der ersten Generation Petalenveränderungen durch Genlabilität, Dominanzschwankung und Konversion auftreten, so mußte mit solchen Defekten auch im Falle des Sepalodie-Merkmals bei einem Teil der Pflanzen gerechnet werden. Nicht zu erwarten aber war eine vollkommene Rezessivität des sep-Merkmals gegenüber der Normalkronigkeit, wie sie für *Epilobium hirsutum* cruc. beschrieben wird (STOMPS 1913, OEHLKERS 1935, MICHAELIS 1940, RENNER und Mitarbeiter 1952, ESCHENBECHER 1956). Eine solche wurde nun, wie sich aus dem folgenden ergibt, jedoch auch bei *Oenothera* gefunden.

Von 42 geprüften Verbindungen von *purpurata* sep mit den Komplexen normalkroniger *Oenotheren* zeigte nämlich keine einzige irgendwelche Defekte, wie sie für das *cruciata*-Merkmal charakteristisch sind, mit Ausnahme kleiner Kerben an den Petalenrändern, die jedoch durch gegenseitige mechanische Behinderung beim Breitenwachstum der Blütenblätter entstehen (s.unten). Wo möglich wurden auch die reziproken Kreuzungen hergestellt, um etwaige cytoplasmatische Einflüsse zu erkennen. Aber auch hier waren sämtliche Pflanzen normalkronig.

Im einzelnen wurden gekreuzt (Belege 14 - 50):

purpurata sep ♀ mit

ammophila, *argillicola*, *biennis* Mü.,
biennis sulf., *grandiflora* (Cl.),
"grandiflora" Lissabon, *M-tinctilaeta* (= *tingens* · *M-gaudens*), *purpurata* St.,
silesiaca, *R-syrticola*, *r-syrticola*,

purpurata sep ♂ mit

argillicola, *bauri*, *biennis* Mü., *biennis* sulf., *blandina* St., *chicaginensis*, *cockerelli*, *coronifera*, Dalton, *deserens*, *deserens* (*coronif.* Plasma), *franciscana*, *grandiflora* (Cl.), *hookeri* St., Iowa II,

Iowa VI, Iowa XII, Iron Mountain, R-lamarckiana St., r-lamarckiana exaruc, lamarckiana vet., M-tinctulaeta (= tingens · M-gaudens), parviflora Wald., perangusta rubricalyx, purpurata St., purpurata breitblättrig (2 × 5-6 aus M-gaudens), rubricaulis Thorn, suaveolens St.

Das sep-Merkmal ist also bei Kreuzungen mit allen untersuchten normalkronigen Arten völlig rezessiv (s.z.B.Abb.1). Dasselbe wissen wir aber auch aus den Arbeiten RENNERS für lamarckiana subaruciat; biennis aruc. verhielt sich anfänglich ebenfalls rezessiv und zeigte erst im Laufe von Jahren ein anderes Verhalten (RENNER 1937, S. 571 f).



Abb. 1. Oe. (purpurata sep × ammophila) purpuripercurva
59/62

Zur Frage der oben erwähnten Einkerbungen an den Blütenblättern durch gegenseitige mechanische Behinderung sei auf die Arbeit von ESCHENBECHER über *Epilobium* verwiesen (1956, S. 95). Auch ein Teil der von SIEBS (1939, Fig. 1 und 2) veröffentlichten Petalenumrisse von *Oenotheren* zeigt solche Defekte. Es dürfte sich hierbei um die gleichen Erscheinungen wie bei *Epilobium* handeln, keinesfalls halten wir sie aber für cr-Ausprägungen. Gleiche oder ähnliche Einkerbungen können fast bei jeder Art an einzelnen Petalen gefunden werden. Bei *purpurata* St. sind diese kleinen Fehler an den Blütenblättern fast die Regel. Auch für *rubricaulis*, einen der vermutlichen Vorfahren von *purpurata*, von dem P stammt, zeigen die Abb. bei KLEBAHN (1914, Taf. V und IX) starke Petalenkerbung. Bei haploider *hookeri*, die ich in 7 Exemplaren, sowohl aus vollkommen normalkronigen, als auch aus cruciaten Mutterpflanzen erhielt, traten diese Einkerbungen ebenfalls bei allen Pflanzen sehr häufig auf. Alle sieben Pflanzen waren aber vollkommen normalkronig, großblütig und kleinblütig (weil aus Bastarden stammend). Ob es sich bei den von OEHLKERS (1938, S. 295) erwähnten haploiden *hookeri*-Pflanzen ebenfalls um solche Defekte oder um wirkliche cruc-Anzeichen handelte, kann hier nicht entschieden werden. Dasselbe gilt für die Versuche von RUDLOFF und H. STUBBE, die bei SIEBS S. 245 erwähnt sind. Es wäre hier aber auch an die Möglichkeit einer Schädigung plasmatischer Strukturen durch die Röntgenstrahlen zu denken. Bei tetraploiden *Oenotheren*, z.B. bei den gigas-Formen von *biennis*, *lamarckiana*, *blandina*, *coronifera*, *suaveolens*, *nuda*, *syrticola* und besonders bei *purpurata*, treten diese Einkerbungen infolge der Petalenvergrößerung in gehäuftem Maße auf. Noch stärker werden diese Defekte bei höher polyploiden Formen, wo sie sich aber bereits mit anderen Abweichungen überschneiden. Hierüber soll in einer späteren Arbeit ausführlicher berichtet werden.

Belege:

14 purp.sep x ammophila:

20 normalgrüne Pflanzen, gleichförmig, normalkronig, normalgelbblütig, Petalenlänge zu Breite 22 : 25 mm, Infloreszenz nickend. (59/62). - 8 Pflanzen wie vorher. (60/301).

15 purp.sep x argillicola:

31 Pflanzen normalgrün, gleichförmig. 17 davon Freiland, normalkronig, normalgelbblütig, 29 : 31 mm, Infloreszenz nickend. (59/61). - 40 Pflanzen, wie vorher. (60/101).

16 argillicola x purp.sep:

Großteil der Pflanzen hellgrün, nur 6 leicht und 5 stärker normalgrün panaschiert. Diese 11 Pflanzen blühend, normalkronig, normalgelb, 23 : 26 mm. (59/78). - 46 Pflanzen; davon 8 normalgrün panaschiert, die anderen hellgrün, kommen nicht zum Schoßen. (60/83). - 44 Pflanzen, davon 6 normalgrün panaschiert, die anderen hellgrün; panaschierte blühend wie oben. (60/84).

17 bauri x purp.sep:

21 Pflanzen normalgrün, gleichförmig, normalkronig, normalgelbblütig, 17 : 14 mm. (59/93). - 20 Pflanzen wie oben, 12 davon Freiland, Blüten wie vorher beschrieben. (60/336).

18 biennis-Mü. x purp.sep:

38 Mac albatae (= albicans x ^hpurp.), 2 Mac rubatae (= rubens x ^hpurp.) (nicht bis zu Ende pikiert); alle blühend, normalkronig, normalgelbblütig, 28 : 34 mm. (59/84). - 21 albatae, 2 rubatae und 1 Abweicher, alle blühend, wie vorher. (60/242).

19 purp.sep x biennis-Mü.:

13 rubatae Mac normalgrün, 1 davon blaßgrün panaschiert. Alle blühend, vollkommen normalkronig, normalgelbblütig, 27 : 30 mm. (59/72). - 22 rubatae, 20 Freiland, alle geschoßt, Blüte wie vorher. (60/218).

20 biennis sulf. x purp.sep:

26 mac albatae, 18 Freiland, normalkronig, normalgelbblütig, 28 : 34 mm. (59/85). - 26 albatae, 16 davon ausgepflanzt, alle blühend wie vorher. (60/243).

21 blandina St. x purp.sep:

25 Pflanzen, etwas heller als normalgrün; 20 Freiland, normalkronig, 29 : 31 mm. (59/81). - 24 gleichförmig, wie vorher, 18 davon Freiland, normalkronig. (60/239).

22 chicaginensis St. x purp.sep:

17 excellens · ^hpurp., 1 punctulans · ^hpurp. Die punctula kommt nicht zum Blühen, die excelsae normalkronig, normalgelbblütig, 28 : 32 mm. (59/96). - 23 gutwüchsige normalgrüne Mac excelsae, 2 heller grüne, schwachwüchsige mac punctulae (diese beiden starben), die anderen normalkronig, wie vorher. (60/300).

23 quaestipunctula x purp.sep:

19 normalgrüne quaestae, 22 schmalerblättrige punctulae. Sämtliche punctulae schoßen, sterben aber kurz vor der Blüte. Quaestae normalkronig, von 32 : 34 bis 17 : 21 mm. (59/52).

24 cockerelli x purp.sep:

25 normalgrün, mac. 21 Freiland normalkronig, normalgelbblütig, 22 : 25 mm. (59/95).

- 25 coronifera x purp.sep:
29 quaestae, 48 velutinae, normalgrün, normalkronig.
(58/87).
- 26 Dalton x purp.sep:
25 etwas heller als normalgrün, mac. Freiland 20
Pflanzen, normalkronig, 31 : 31 mm. (59/98). - 26
Pflanzen, davon 18 ins Freiland, genau wie vorher.
(60/247).
- 27 deserens x purp.sep:
17 normal- bis etwas heller grün, alle normalkronig,
30 : 39 mm bis 25 : 32 mm. (59/83). - 30 gleichför-
mige Pflanzen normalgrün, mac; 20 Freiland normalkro-
nig. (60/241).
- 28 deserens coronifera-Plasma x purp.sep:
17 etwas heller als normalgrüne Pflanzen, später nor-
malgrün, normalkronig, wie Nr. 27. (59/83a).
- 29 franciscana x purp.sep großblütig:
27 normalgrüne Pflanzen, 26 Freiland, normalkronig.
(60/227).
- 30 grandiflora (Cl.) x purp.sep:
25 Pflanzen, 24 gleichförmig, 1 etwas anders, alle
normalgrün, alle blühend, normalkronig, 37 : 43 mm.
(59/104). - 28 normalgrüne truncopurp. Mac, normal-
kronig. (60/298).
- 31 purp.sep x grandiflora (Cl.):
25 normalgrüne Pflanzen, schwach Mac. 12 Freiland,
alle normalkronig. (60/220).
- 32 hookeri St. x purp.sep:
27 Pflanzen, gleichförmig, normalgrün, mac, Blattrand
anliegend behaart; 20 Freiland, normalkronig, 29 : 32 mm.
(59/82). - 25 wie vorher. (60/240).

- 33 Iowa II x purp.sep:
27 Pflanzen, 26 gleichförmig, 1 Abweicher, normalgrün, normalkronig, 29 : 33 mm, normalgelbblütig. (59/99).
- 34 Iowa VI x purp.sep:
20 normalgrün, mac, r, P, normalkronig, 18 : 22 mm. (59/100).
- 35 Iowa XII x purp.sep:
28 normalgrün, mac; 20 Freiland, normalkronig, 29 : 34 mm. (59/101).
- 36 Iron Mountain x purp.sep:
25 gleichförmig, normalgrün, mac; 20 Freiland, normalkronig, 23 : 23 mm. (59/103).
- 37 R-lamarckiana St. x purp.sep:
34 blaßgrüne velutinae, 1 Abweicher, 23 normalgrüne laetae; teils R, teils r. Alle völlig normalkronig: Die velutinae 32 : 38 mm, die R-laetae 37 : 40 mm, die r-laetae 32 : 37 mm. (59/91). - 23 blaßgrüne velutinae, 24 normalgrüne laetae (R und r); alle normalkronig, wie vorher. (60/216).
- 38 lamarckiana vet. x purp.sep:
29 blaßgrüne velutinae (6 davon normalgrün panschiert) und 28 normalgrüne laetae; Freiland 20 velut., 20 laetae, alle normalkronig, alle normalgelbblütig. (60/223).
- 39 tincti - M - laeta x purp.sep:
53 tinctae (= tingens, ^hpurpurata), 39 M-laetae (= M-gaudens · ^hpurp.), normalgrün; Freiland 11 tinctae, 39 laetae, alle normalkronig (2 laetae nicht geschoßt). (60/222).

- 40 purp.sep × tincti-M-laetae:
29 normalgrüne laetae, normalkronig. (60/22).
- 41 parviflora Waldenburg × purp.sep:
27 normalgrüne Pflanzen; 20 Freiland; blühen größ-
teils erst zweijährig. Nur auctae (= augens · ^hpurp.).
Alle normalkronig, 23 : 27 mm. (59/80). - 24 auctae
wie oben, fast weißnervig. (60/238).
- 42 perangusta-rubricalyx × purp.sep:
47 gleichförmige Pflanzen, normalgrün; 12 Freiland,
normalkronig. (60/224).
- 43 purpurata St. × purp.sep:
27 normalgrün, gleichförmig, schoßen sehr schlecht,
alle blühenden normalkronig. (59/77). - 22 wie vorher;
16 davon Freiland, normalkronig. (60/248).
- 44 purp.sep × purp.St.:
16 normalgrün, schoßen einjährig schlecht, normal-
kronig, 28 : 27 mm, genau wie purp.St. (59/76).
- 45 purp. normalkronig, breitblättrig (2 × 5·6 aus M-gaudens)
× purp.sep:
43 normalgrüne Pflanzen, gleichförmig; 16 Freiland, nor-
malkronig, 2,1 m hoch; lange Kelchzipfel aus M-gaudens
dominant. (60/226).
- 46 rubricaulis Thorn × purp.sep:
38 mac tinctae (= tingens · ^hpurp.), 9 Mac rubatae (=
rubens · ^hpurp.), alle normalgrün, normalkronig,
tinctae 21 : 20 mm. (59/97). - 22 tinctae, 2 rubatae
wie vorstehend. (60/246).
- 47 purp.sep × silesiaca:
23 normalgrün, mac, Infloreszenz nickend, völlig normal-
kronig, 21 : 23 mm. (59/74).

48 suaveolens St. x purp.sep:

41 gutwüchsige Mac flavipurp., Petalen 31 : 31 mm,
7 schwächer wüchsige albatae mac, 32 : 36 mm; alle
normalkronig. (59/92). - 22 hellgrüne flavipurp.,
gutwüchsig, normalkronig, keine albatae. (60/299).

49 purp.sep x R - syrticola:

21 normalgrün, mac, r, Infloreszenz nickend,
normalkronig, 23 : 26 mm. (59/75).

50 purp.sep x r-syrticola:

25 gleichförmige Pflanzen, 20 Freiland, alle normal-
kronig, 21 : 24 mm; genau wie Nr. 49. (59/94).

II. Die F₂ und ihre Spaltungen, sowie die Lokalisation des
Sepalodiemerkmals

Alle in der F₁ aufgetretenen Typen wurden geselbstet, aber
nur ein Teil hiervon für die weitere Analyse verwendet.

Nach den Erfahrungen früherer Autoren (s.Abs.1) mit
cruciatischen Oenotheren war zu erwarten, daß das sep-Merkmal
wohl irgendwo wieder herauspalten, der Erbgang aber durch
Konversion maskiert würde. Alle bis jetzt geprüften
cruciatischen Formen verhielten sich hier mehr oder minder
ähnlich, keinesfalls aber - mit Ausnahme des nah verwandten
Epilobium hirsutum cruciatum (STOMPS 1913, OEHLKERS 1935,
MICHAELIS 1940 (c), RENNER und Mitarbeiter 1952, ESCHEN-
BECHER 1956) - war ein normal mendelnder Faktor gefunden
worden. Als ein solcher erwies sich aber das sep-Merkmal.
Der Vererbungsmodus des Sepalodiemerkmals der Oenotheren
ist also dem des "cruciata"-Gens von Epilobium, nicht aber
dem der anderen cruciatischen Oenotheren gleich.

Während STOMPS (1913) für *Epilobium hirsutum* normal rezessives Verhalten der Sepalodie fand, beobachtete OEHLKERS (1935, S. 216) bei Kreuzung von *Epilobium hirsutum* Bonn mit *Epilobium hirs. cruc.* in der F_1 und den Folgegenerationen leichte Petalendefekte, die an die schwächsten Auswirkungen des cruciata-Faktors von *Oenothera* erinnern. Klonselektion schien in geringem Ausmaß erfolgreich. OEHLKERS glaubte nun, im Gegensatz zu RENNER, "daß die genetischen Verhältnisse bei *Epilobium hirsutum cruciatum* denen der cruciaten *Oenotheren* im Grunde analog seien" (ESCHENBECHER 1956, S. 89) und machte vor allem bei *Epilobium hirsutum* Bonn eine geringere Quantität von Cr für die Umschlag Tendenz zu leicht defektkronig verantwortlich.

ESCHENBECHER dagegen führt, wie schon erwähnt, diese schwachen Petalendefekte auf andere Ursachen, vor allem gegenseitige, mechanische Behinderung aneinander-grenzender Blütenblattränder während des Breitenwachstums, zurück. Die Umrißzeichnungen einzelner abgetrennter Kronblätter bei OEHLKERS (1935, Abb. 15, 16, 17) scheinen dieser anderen Interpretation zugänglich zu sein. Es sei aber auch an andere starke Petalendefekte bei Bastarden aus normalkronigen, aber plasmavarietäten Sippen (MICHAELIS 1933, Abb. 15 und 20; 1949, Abb. 18b; 1953, Abb. 5b) erinnert, die schlecht von cr Defekten unterschieden werden können. Ähnliche Petalenanomalien wurden von mir auch bei *Oenothera* gefunden. Bedauerlicherweise ist der Stamm von *Epilobium hirsutum* Bonn (von OEHLKERS) verlorengegangen (schon ESCHENBECHER konnte diese Sippe für seine Versuche nicht mehr verwenden), so daß erneute Untersuchungen nicht mehr möglich sind.

Auf jeden Fall verhält sich der "cruc"-Charakter von *Epilobium hirsutum "cruciatum"* gänzlich anders als jener der konversionsaktiven cruciaten *Oenotheren*; er verhält

sich genauso wie das neue sep-Merkmal. Es wäre daher besser für *Epilobium hirsutum cruciatum*, anstelle von Cr - cr die Faktorenbezeichnung Sep - sep einzuführen, um die Homologie mit dem Sepalodiemerkmal und den Gegensatz zum cruc-Merkmal der *Oenotheren* klar herauszustellen.

Es wurde vorher schon kurz angedeutet, daß es sich beim sep-Merkmal der *Oenotheren* - genau wie bei *Epilobium* - um ein monofaktoriell spaltendes Allelenpaar handelt, das, wo die Konfiguration es zuläßt, Spaltung in normalem Mendelverhältnis zeigt. Von einer Konversionsaktivität, wie sie in Cr cr Bastarden und ihren Nachkommen vorkommt, ist nicht das geringste zu spüren. Wie in F_1 traten auch in F_2 keine irgendwie defekt-kronigen Individuen auf. Überall waren nur zwei extreme Gruppen vertreten: vollkommen normalkronig und extrem sepaloid, ganz gleich nach welchen anderen Merkmalen die Kombinationen sonst noch spalteten. Selbst dort, wo alle Chromosomen frei getauscht werden konnten, wie in ^hDalton · ^hpurpurata, bei der die Bildung von 7 Bivalenten in der Diakinese normale Spaltung nach Mendelzahlen zuläßt, wurde keine Veränderung oder petaloide Erweiterung der extrem sepaloiden Kronblätter beobachtet. Daß einzelne andere Faktoren bzw. Chromosomen einen gewissen, leicht modifizierenden Einfluß auf die Ausprägung der Sepalodie ausüben können, dürfte sicher sein. Bis jetzt wurde aber nur eine solche Wirkung des Breitblattfaktors von *quaerens* (ROSSMANN, Mitt.I), sowie auch desjenigen von *flavens* (beide 7·10) gefunden. Unter der Nachkommenschaft von *flavipurpurata* Sep sep × selbst sind nämlich auch 2 Pflanzen aufgetreten, die homozygot für B (7·10 Chromosom) aus *flavens* waren. Während nun alle anderen sep-Pflanzen typische, schmale aber dicke, extrem sepalodische Petalen besaßen, zeigten diese beiden ganz dünne, weiche und etwas breitere Kronblätter, die aber trotzdem extrem kelchblattgleich waren. Wir kennen solche

Typen in genau derselben Ausprägung von flavirubata extrem cruc (F_2), bei der ebenfalls keine petaloiden Erweiterungen der Petalen mehr auftreten. Anscheinend kann sep hier von einem Faktor abgetrennt werden, der dickes, vielschichtiges Petalengewebe bedingt und mit einem Faktor für dünnere, wenigerschichtige Blütenblätter aus flavens zusammengebracht werden.

Die anatomischen Unterschiede von Korollenquerschnitten der verschiedenen cruciaten und sepaloiden Formen sollen an anderer Stelle dargestellt werden, hier genügt die Feststellung, daß auch andere Chromosomen in den anatomischen Aufbau der Petalen eingreifen können (s. auch KOWALEWICZ 1956, Abb. 2 für *Epilobium*).

Da es sich bei den Kreuzungen von purp. sep mit normal-kronigen Arten um die verschiedensten Komplexkombinationen und damit um Chromosomenkoppelungen verschiedenster Art handelt, ist es hier nicht angängig, alle Spaltungen einfach zusammenzufassen, wie dies z.B. bei *Epilobium* möglich ist. Denn obwohl es sich, wie festgestellt, um ein monohybrid spaltendes Faktorenpaar handelt, darf nicht vergessen werden, daß die Oenotheren Komplexheterozygoten sind, bei denen ein Faktor in großen Chromosomenringen gewissermaßen wieder "verschluckt" werden kann. Nur Spaltungen von Bastarden mit vielen Bivalenten oder von solchen mit großen Ringen können bedingt miteinander verglichen werden (bis die Lage des Faktors festgestellt ist). Es werden daher im folgenden die hauptsächlichsten Spaltungen ausführlich dargestellt und nur einfache Tabellen zur Übersicht beigegeben. Auch andere interessante Spaltungen können dann erläutert werden.

1. Stark spaltende Formen:

Die Zahlen der jeweils in F_2 geprüften Pflanzen waren nicht sehr groß, brachten aber doch verwertbare Ergebnisse. In das Mendelschema paßt am besten die F_2 von *purpurata sep* $\times$ *purpurata St.*. Da sich die beiden Formen nur durch das *sep*-Merkmal voneinander unterscheiden (auch die Chromosomenenden sind die gleichen, wie die 7 Bivalente in der Diakinese zeigen), war hier von vornherein das klarste Ergebnis zu erwarten. Mit 62 normalkronigen und 20 sepaloiden Pflanzen ist das Zahlenverhältnis 3 : 1 gut erfüllt. Von 100 ausgesäten Samen keimten 99, 3 Pflanzen starben und 14 kamen nicht zum Blühen (Beleg 53).

Bei den anderen stark spaltenden Kombinationen ergab sich teils ein deutlicher Rezessivenüberschuß, teils ein Rezessivendefizit. Da es sich aber um stark voneinander verschiedene Komplexe und damit auch um weitgehend verschiedene Geninhalte und zudem nur um ein zahlenmäßig geringes Material handelte, sind diese Abweichungen verständlich. Im ersten Fall kann u.a. an eine leichte Förderung des Pollenschlauchwachstums gedacht werden, während im zweiten mit der Zuteilung des *sep*-Faktors eine allgemeine Schwächung des Wachstums verbunden sein kann, wie dies für *laetipurpurata* in Mitteilung III beschrieben werden wird. Nimmt man aber die stark spaltenden 6 Kombinationen mit größerer Bivalentzahl zusammen, so finden sich auch hier dem 3 : 1 Verhältnis stark angenäherte Spaltungszahlen (Tab. 1, Belege 51 bis 56). In dieser Tab. werden als "geschädigt" stark olivgrüne, gelbgrüne, oder *falcifolia*-Pflanzen aufgeführt, die gegenüber den anderen Pflanzen zurückblieben und teilweise starben.

Tabelle 1

leg.	Kreuzung	Zahl der aus- gesäten Samen	ge- keimt	ge- schädigt	normal (grün)	ge- storben	blühend	Konfiguration	normal kronig	sep	sep in %	nicht geschädigt
1	excellipurpurata × selbst	90	88	8	80	8	80	7 × 2	66	14	17,5	-
2	Daltonpurpurata × selbst	125	122	-	117	11	111	7 × 2	80	31	27,9	-
3	purpuripurpurata × selbst	100	98	-	99	3	82	7 × 2	62	20	24,4	14
4	levopurpurata × selbst	110	106	65	41	24	79	5 × 2, 4	57	22	27,8	3
5	hookeripurpurata × selbst	120	112	-	112	6	106	5 × 2, 4	75	31	29,2	-
6	subvelopurpurata × selbst	90	85	60	14	20	65	4 × 2, 6	51	14	21,5	-
zusammen:							523		391	132	25,2%	

Diese Spaltung nach Sep - sep ist unabhängig von der Spaltung nach Faktoren für Behaarung, Blattform, Ergrünungsfähigkeit, Blatt- und Stengeltupfung u.a.; sep ist aber deutlich mit einem Blattbreitenfaktor, welcher die für purpurata-St. typische Blattbreite hervorruft, gekoppelt, wie die Aufspaltung in der F_2 von Dalton (sehr schmalblättrig) × purpurata sep zeigt. Alle sepaloiden Pflanzen dieser F_2 zeigen gleichzeitig ein gegenüber der ursprünglichen Dalton verbreitertes Blatt. Dalton vererbt 90° abstehende Behaarung des Blattrandes wie hookeri (= pec = pectinatus), purpurata anliegende, sichelförmige Behaarung. Die Sep-sep-Spaltung erweist sich auch hiervon unabhängig. Die Dalton-Behaarung zeigt Mendelspaltung. Einige Blütenformen der Verbindung von Dalton × purp.sep zeigt Abb. 2.

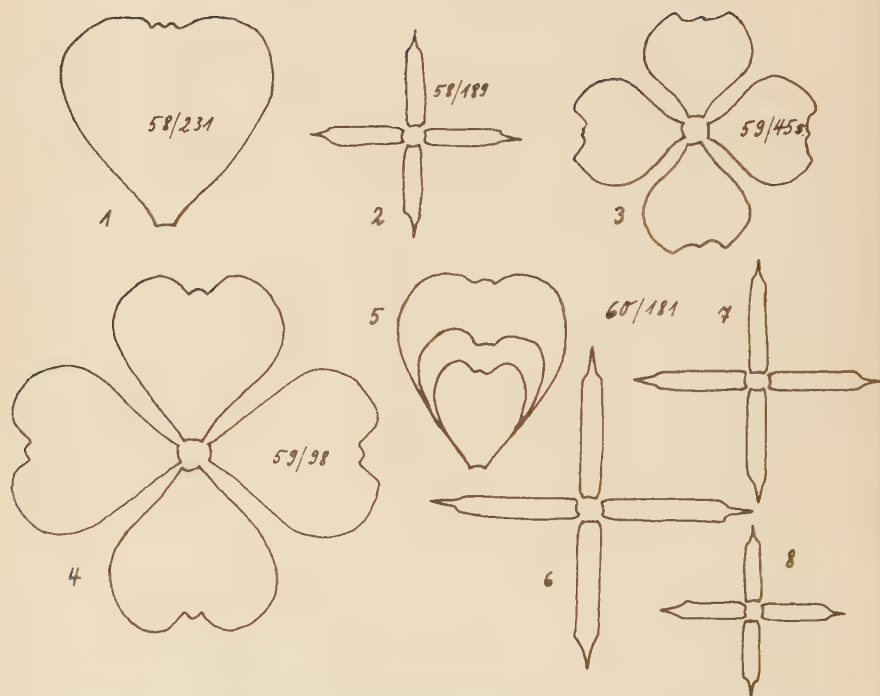


Abb. 2. *Oe. Dalton* (1); *purpurata* sep (2); *purpurata* St. (3); *Dalton* × *purpurata* sep (4); (^h*Dalton* · ^h*purpurata*) × selbst, normalkronig (5) und sepaloid (6-8); Co Co, Co co und co co.

2. Die Kreuzungen mit suaveolens und biennis

- a) Bemerkungen zu einigen Genunterschieden bei verschiedenen biennis- und suaveolens-Sippen und über die Verbreitung des Mac-Faktors.

Bevor die Spaltungen in den Nachkommenschaften von albipurpurata, flavipurpurata und purpurirubata besprochen werden, soll auf einige Genunterschiede in mehreren Sippen von biennis und suaveolens hingewiesen werden. Sie betreffen vor allem das Maculata- und das sulfurea-Merkmal.

Nach RENNER zeigt der albicans-Komplex aus biennis und suaveolens in allen untersuchten Rassen eine erstaunliche Gleichförmigkeit. Ausnahmen sind: biennis Mü. (mit S anstelle von s), die außerdem noch 20-25 % rubens-Eizellen bildet; biennis Stockstatt vom Main (S anstelle von s, RENNER 1950); suaveolens Sippe von Grado, bei der mehrere Translokationen vorliegen (W.STUBBE 1953). Auch der rubens-Komplex ist in allen untersuchten Fällen nur selten durch die Übernahme von s aus dem albicans-Komplex durch Crossing-over verändert (der Schmalblättrigkeit vererbende rubens-Komplex aus biennis angustifolia wird eben erst genauer analysiert). Flavens (und ähnlich konstituierte Komplexe) ist jedoch durch Translokationen und Chromosomenaustausch stärker in Mitleidenschaft gezogen (KAPPUS 1957, W.STUBBE 1953).

Es ist bekannt, daß der sulfurea-Faktor, wenn er durch Crossing-over aus albicans in einen P führenden Komplex eingelagert wurde, weiterhin mit der Stengeltupfung gekoppelt vererbt wird. Er liegt also im 3-Ende, und somit in albicans im 3.6 Chromosom (EMERSON und STURTEVANT 1931, S.411). OEHLKERS war es schon 1924 gelungen, den Erbgang des sulf-Merkmals aufzuklären.

Sämtliche der oben angeführten albicans-Komplexe (auch albicans aus suaveolens Grado) besitzen das 3·6 Chromosom und in ihm u.a. die Faktoren s und p. Nur 3·6 von biennis Mü. vererbt normalgelbe Blütenfarbe, ist also S, p. Bei der schon im Habitus ferner stehenden biennis von Stockstatt sind die Chromosomenenden nicht untersucht, daher ist unbekannt, ob 3·6 ebenfalls vorhanden ist.

RENNER gibt (1942, S.125) an, daß neben velans und hookeri auch albicans keinen Blatt-Tupfungsfaktor Mac besitze, während dieser in flavens, gaudens, rubens und maculans (danach das Symbol gewählt; STURTEVANT 1931, S.370) vorhanden sei. Der Erbgang habe noch nicht verfolgt werden können.

Schon bei meiner ersten Aussaat der Kreuzung biennis Mü. × hookeri St. im Jahre 1956 war aufgefallen, daß sämtliche Pflanzen - albata und rubata - starke rote Tupfung der Rosettenblätter zeigten. Dies steht im Widerspruch zu der oben erwähnten Ansicht RENNERS. Leider konnte RENNER nicht mehr einwandfrei feststellen, welche biennis-Sippe er seinerzeit untersucht hatte. Er selbst schloß die Möglichkeit, daß albicans von biennis Mü. schon lange den Mac-Faktor besitze, nicht aus. Das Vorhandensein einer Blatt-Tupfung war ihm jedoch nicht aufgefallen und infolgedessen nicht protokolliert worden. Mindestens seit dem Jahre 1955 aber muß biennis Mü. (55/13) für Mac homozygot gewesen sein, wie die erwähnte Kreuzung mit hookeri St. beweist. Die nachfolgenden Untersuchungen und Überlegungen sprechen aber dafür, daß biennis Mü. vielleicht schon viel länger, wahrscheinlich seit sie für Versuche verwendet wird, Mac Mac ist.

Nachdem OEHLKERS (1933, S. 396) bei Versuchen mit flavens und stringens festgestellt hatte, daß Mac mit S, p gekoppelt ist, mac aber mit s P vererbt wird (bei 3 %

Crossing-over), gelang es W.STUBBE (1953) den Mac-Faktor im 3-Ende des 2·3 Chromosoms zu lokalisieren. Diese Zuordnung kann auch von mir bestätigt werden, traten doch 1960 in den Kulturen von SCHÖTZ unter ungefähr 30 suaveolens-Weißherz-Pflanzen zwei sulfurea-Cross-overs auf, deren flavens-Komplexe gleichzeitig mit der Übernahme von s aus albicans dafür ihren Mac-Faktor verloren hatten. Dies ist dieselbe Erscheinung, wie sie von W.STUBBE für suaveolens Grado und suav. Fünfkirchen beschrieben wurde. Das Korrelat also S, Mac albicans war jedoch nicht gefunden worden.

Da biennis sich in Bezug auf das Crossing-over von s und Mac wie suaveolens verhält (vgl. Tab. 2), dürfte albicans Mü. mit der Einlagerung von S ins 3·6 Chromosom auch Mac übernommen haben. Biennis sulf. Luckenwalde und biennis sulf. Hannover, die beide für s und mac homozygot sind, stellen das Gegenstück dar. Genau so, wie schon von W. STUBBE für suaveolens erwähnt, dürften auch bei biennis die jeweils vom Crossing-over erfaßten Chromosomenabschnitte von verschiedener Größe sein, weil z.B. biennis sulf. Hochspeyer S aber Mac ist. Die von W.STUBBE (1953, S.198) als s, Mac angegebene suaveolens Friedrichshagen ist in den Münchener Kulturen jetzt s, mac, dürfte also ihren Blatt-Tupfungsfaktor später noch abgestoßen haben.

Da KAPPUS für seine verschiedenen suaveolens-Sippen keine Angaben über Rosettentupfung macht, können diese nicht in die Diskussion mit einbezogen werden. Biennis Stockstatt ist bei uns nicht mehr in Kultur und es ist nicht bekannt, ob sie Mac war. Für weitere biennis-Sippen verschiedenster Provenienz sei auf die Angaben RENNERS (1950) verwiesen. Aufgetretene Cross-overs machen es auch für gaudens und pingens äußerst wahrscheinlich, daß Mac auch dort im 3-Ende liegt.

Tabelle 2

		<u>albicans</u>	<u>rubens</u>
biennis Mü.		S, Mac	S, Mac
biennis sulf (Luckenwalde)		s, mac	s, mac
biennis sulf (Hannover von OEHLKERS)		s, mac	s, mac
biennis cruc (Bevensen)		s, mac	S, Mac
biennis ang.cruc (Ludwigshafen)		s, mac	S, Mac
biennis ang. Ludwigshafen		s, mac	S, Mac
biennis ang. (Hochspeyer)	} NICHT IN KOMPLEXE ZERLEGT	Mac, S	
biennis sulf (Hochspeyer)		<u>Mac</u> , ss	
biennis Bad Türkheim (typisch)		Mac, S	
biennis vom Lech (typisch)		Mac, S	
biennis Stockstatt		S	S
		Blatt-Tupfung unbekannt	
rubricaulis Thorn		-	S, Mac
		<u>albicans</u>	<u>flavens</u>
suaveolens St. (Fontainebleau)		s, mac	S, Mac
suaveolens sulf (Friedrichshagen)		s, mac	s, mac
suaveolens (Fünfkirchen)		s, mac	S, Mac
suaveolens (Grado)		s, mac	S, Mac
suaveolens "durchgewaschen" (Kehl, von KAPPUS)		s, mac	S, Mac
suaveolens Weißherz (von W.STUBBE)		s, mac	S, Mac
suaveolens Weißherz sulf (Cross-over)		s, mac	s, mac

Aus Tab. 2 geht eindeutig hervor, daß *albicans* im Normalfall *mac* und *s*, *rubens* und *flavens* dagegen *Mac* und *S* enthalten.

Um zu zeigen, daß *albicans* eine Sonderstellung unter den uns bekannten Komplexen einnimmt (weder *biennis* noch *suaveolens* sind in der Heimat der *Oenotheren*, in Amerika gefunden worden und dürften erst in Europa durch Bastardierung entstanden sein), ist Tab. 3 beigegeben, in der verschiedene Komplexe unseres Standardsortiments nach *Mac* (Gruppe I) und *mac* (Gruppe II und III) geordnet sind. *Albicans*, *rubens* und *flavens* sind nach ihrer Normalform eingestuft (s. Tab. 2 und 3). Von selbst ergibt sich auch eine erstaunlich klare Scheidung nach P-p und M-m.

Gruppe I gleicht der *CLELANDS*chen *biennis* und *grandiflora*-Gruppe. *Mac* tritt in der Entwicklung der Pflanzen zu sehr unterschiedlichen Zeiten und in verschiedener Ausprägungsstärke auf. Alle Komplexe dieser Gruppe vererben gleichartige, anliegende Behaarung des Randes der Rosettenblätter, dazu noch p und m. Bei Kreuzung mit *hookeri* St. (Blattrand 90° abstehend behaart) tritt intermediäre Ausbildung der Behaarung, also ungefähr 40-45° abstehend, auf. Der Kelch ist grün(+^{str}).

Die Gruppe II, die *Cernuae* (RENNER 1938, S.99) sind mit der *parviflora*-Gruppe *CLELANDS* identisch. Alle 8 aufgeführten Komplexe sind *mac* und mit Ausnahme von *prae-curvans* p. *Praecurvans* (M, P) ist eine Kombination, die sonst nirgends gefunden wurde, weil P und M sonst als Allele auftreten (RENNER 1950, S.131). Crossing-over von P ist wahrscheinlich. Diese 8 Komplexe unterdrücken auch die Blattrandbehaarung des Partnerkomplexes im Rosettenstadium völlig, sogar die abstehende von *hookeri*. Am stärksten erweist sich hier *dilatans*. Die Knospenfarbe ist +^{str}.

In der III. Abteilung sind hookeriähnliche Typen und die strigosa-Gruppe vereinigt. Sämtliche Komplexe, mit Ausnahme von albicans, das keine Stengeltupfung vererbt, sind mac, P, m. Die Blattrandbehaarung ist hier bei den verschiedenen Komplexen uneinheitlich und reicht von 90° absteigender Behaarung in hookeri und Dalton, über wollig gebogen (velans und levans) bis zu völlig anliegend in rigens und tingens. Subvelans vererbt typische gaudens, levans typische velans-Behaarung. Knospen teils +^{str}, teils str. Albicans zeigt einen der Behaarungstypen (dominant anliegend behaart) der Gruppe III, aber nicht denjenigen der Gruppe I.

Es wird daraus klar, daß Mac für die p-biennis Gruppe (einschließlich grandiflora), M für die parviflorae und P für die hookeri- und strigosa-Formen charakteristisch ist. Mac, P und M liegen aber bei den verschiedenen Arten alle im 3. Schenkel. Alle 3 wirken irgendwie auf die Anthocyansynthese ein.

Albicans muß durch Crossing-over oder Translokation seinen P-Faktor verloren haben, gehört es doch nach seinem ganzen Genbestand zu den strigosa, also zu Gruppe III; der Mac-Faktor von albicans aus biennis Mü. ist eine sekundäre Erwerbung. Wie in der I. Mitteilung für paravelans berichtet, könnte auch albicans durch Verlust von P aus einem isogamen zu einem reinen Eizellenkomplex geworden sein, doch dürfte hier mindestens noch ein zweiter Pollensterilitätsfaktor mitspielen, wie aus Versuchen RENNERS über den Faktor "an" (1948) hervorgeht; denn hookeri kann durch die Übernahme von "an" wohl pollensteril werden, albicans geht aber nicht in die Mikrosporen. Genaueres hierüber zu wissen, wäre wegen der sogenannten "Verdrängung" von albicans aus dem Embryosack durch anders konstituierte Gonen wünschenswert.

Tabelle 3

Gruppe I

(biennis-ähnliche)

(entspricht Gruppe II von W.STUBBE)

aemulans	Mac, p, m
augens	" " "
excellens	" " "
flavens	} mehrere Sippen
gaudens	
glabrans	" " "
ß-Indian R _i ver	" " "
-Iowa I	" " "
maculans	" " "
ß-Moncton	" " "
paenepingens	" " "
pingens	" " "
quaerens	" " "
rubens	" " "
subpingens	" " "
grandiflora (Cl.) :	
truncans	" " "
neoacuens schwach	" " "
<u>Gruppe II</u>	
(cernuae = parviflora-ähnliche)	
(entspricht Gruppe III von W.STUBBE)	
ß-Cruc II (Cl.)	mac, p, M
curvans	" " "
dilatans	" " "
flectens	" " "
ß-Iron Mountain	" " "
percurvans	" " "
praecurvans	" P "
subcurvans	" p "

Gruppe III

(strictae und hookeri-ähnlich)

(entspricht Gruppe I von W. STUBBE)

hookeri	mac, P, m
Dalton (bräunl. Flecken)	? " "
franciscana	mac " "
^h San Miguel	" " "
rigens (ammophila)	" " "
rigens (germanica)	" " "
rigens (R-syrticola)	" " "
rigens (r-syrticola)	" " "
rigens (Cruc II(Cl.))	" " "
tingens	" " "
albicans	" <u>P, ?</u>
purpurata	" P, m
punctulans	" " "
laxans	" " "
undans	" " "
curtans	" " "
elogans	" " "
+ß-Iowa II	" " "
+ß-Iowa VI	" " "
+ß-Iowa XII	" " "
deprimens	" " "
stringens	" " "
velans	" " "
paravelans	" " "
paenevelans	" " "
subvelans	" " "
levans	" " "
^h perangusta rubricalyx	" " "

Ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten des Mac- und des S-Faktors in *albicans* von *biennis* Mü. und dem häufigen Vorkommen von *rubens* im Embryosack, also eine Schwächung des Eizellenkomplexes *albicans* bei der Konkurrenz um die Bildung des Embryosacks durch *rubens*-Genomteile, ist wenig wahrscheinlich. OEHLKERS (1935) vermutet, daß sich *rubens* aus *biennis* Mü. durch eine besondere "Entwicklungskraft" von den anderen *rubens*-Komplexen unterscheidet und W.STUBBE (1953) fand bei *suaveolens*, daß das Ausmaß der Verschiebung des Verhältnisses *albicans* zu *flavens* in den Eizellen von der "Stärke" des jeweiligen *flavens*-Komplexes abhängt.

Mac albicans tritt bei Kreuzung mit anderen Komplexen den Blatt-Tupfungsfaktor leicht wieder durch Crossing-over an den Partner ab und so kommt es, daß in den Nachfolgegenerationen von *albipurpurata*, *albihookeri*, *albilevata* auch immer einige wenige maculate Pflanzen auftreten, jedoch erscheint der Faktor in seiner Ausprägungsstärke abgeschwächt.

Da im Gegensatz zu den anderen *biennis*-Sippen nur *albicans* von *biennis* Mü. einen Mac-Faktor enthält, kann die Blatt-Tupfung nur in den Folgegenerationen von Verbindungen mit *albicans* Mü. zur Unterscheidung der *purpurata*-Homozygoten von den *albatae* (in den Keimschalen) verwendet werden. Dagegen ist allen bis jetzt untersuchten *albicans*-Komplexen (*biennis* Mü., *biennis sulf*, *biennis cruc*, *biennis angustifolia cruc* Ludw., *biennis ang.* Hochspeer, *suaveolens* St., *suaveolens sulf*, *suaveolens Weißherz*, *suaveolens Grado*, *suaveolens Fünfkirchen* u.a.) der Besitz eines Faktors gemeinsam, welcher die Blattrandzählung besonders im jungen Rosettenstadium rotbraun färbt. Dieser entspricht in vielem dem von RENNER für die Gruppe der *cernuae* beschriebenen

Marginata-Faktor (M), ist aber wesentlich schwächer und kann im Freiland fast gänzlich verschwinden. Da aber auch bei den verschiedenen biennis Sippen eine unterschiedliche Ausprägungsstärke dieser Margination auftritt und andererseits die Kreuzung albicans $\times$ M-gaudens eine wesentliche Verstärkung des M-Faktors gegenüber Kreuzungen mit vollkommen grünrandigen Müttern wie hookeri, velans, subvelans, levans usw. hervorruft, dürften die hier genannten Faktoren im Verhältnis multipler Allele zu einander stehen. Für uns ist hier nur wichtig, daß unter Tausenden von untersuchten Pflanzen der Folge-generation von albihookeri nie ein solches "M" Cross-over gefunden wurde. Für albipurpurata liegt kein so großes Material vor, doch wurde auch hier nie ein Tausch der "Margination" festgestellt (s.unten).

b) Suaveolens St. $\times$ purpurata sep.

Wie am Anfang mitgeteilt, war die ganze F_1 , albatae und flavae, vollkommen normalkronig, die flavae mit wenig Haaren, rotkelchig und mit glänzenden Knospen, die albatae grünelchig bis schwach rotstreifig und abstehend behaart. Bei Selbstung erwiesen sich beide als gut fruchtbar. Die Nachkommenschaft einer albata wird mit den anderen albicans-Verbindungen aus biennis zusammengefaßt (s. unten).

Da flavipurpurata in der Diakinese zwei 4 Ringe und 3 Bivalente bildet, ist die Spaltung in F_2 stark (Beleg 57). Schon in den Keimschalen waren starke Unterschiede in der Rosettenform erkennbar. Unabhängig davon spaltet sie auch nach mac und Mac, sowie nach gut behaart und wenig behaart. Stark rot getupfte Rosettenblätter zeigten die Homozygotie für Mac an. Im Freiland kam dazu noch eine fast unentwirrbare Vielfalt von Habitusunterschieden. Mit Ausnahme der Spaltung nach Sep - sep unterblieb wegen der

vielen Kombinationsmöglichkeiten eine weitere Untersuchung. Von 78 Pflanzen waren 30 sepaloid, 2 davon in der in Abschnitt II beschriebenen Form, die anderen 28 in der typischen Ausprägung. 48 Pflanzen hatten vollkommen normalkronige Blüten und waren groß- und kleinblütig mit verschiedenen Übergängen. Lutescens wurde keine gefunden. Der starke Rezessivenüberschuß, verbunden mit einer Keimungsrate von nur 74,3 %, wird hier nur verständlich, wenn es zu einem Ausfall der für Normalkronigkeit homozygoten Pflanzen kommt. Der einzige Letalfaktor der Kombination liegt aber in 5.6 von flavens (OEHLKERS 1923), während ^hpurpurata keinen solchen enthält. Pflanzen, die 5.6 von flavens in doppelter Dosis enthalten, sind, wie wir auch aus Versuchen RENNERS wissen, nicht lebensfähig - auch nicht in Kombinationen mit 12 anderen nicht-flavens-Chromosomen - es sei denn, der Letalfaktor wird durch Crossing-over abgetrennt. Daraus ergibt sich aber, daß der Faktor für Normalkronigkeit in 5.6 von flavens liegen dürfte. Die Spaltung von 48 normalkronig : 30 sepaloid weicht aber immer noch stark von einem idealen 2 : 1 Verhältnis ab, jedoch paßt das Vorhandensein von 27 tauben unter 105 ausgelegten Samen wieder zum Schema einer monohybriden Spaltung mit einseitigem Homozygotenausfall (RUDLOFF 1929, S. 204 erhielt nur eine Keimungsrate von 64 %). Wie in suaveolens St. die flavens Homozygoten, so scheinen hier die Spaltungsprodukte, die 5.6 aus flavens doppelt erhielten, schon als Embryonen abzusterben. Andere Befunde, die unten mitgeteilt werden, haben diese Vermutung bestätigt. Für den jetzt noch vorhandenen Rezessivenüberschuß ist wahrscheinlich Pollenschlauchkonkurrenz verantwortlich zu machen. Vielleicht spielen auch noch andere Faktoren mit, da z.B. die lutescens-Formen, also die flavens-Homozygoten, in suaveolens-Plasma immer stark gelbgrün und schwachwüchsig sind, was allein schon eine Benachteiligung bedeuten kann.

c) Albipurpurata x selbst (aus suaveolens St., biennis Mü. und biennis sulfurea) - Belege 58, 59, 60.

Wie schon RUDLOFF (1929, S. 204) beschreibt, wird albicans durch purpurata St. in den E₁-zellen genauso stark zurückgedrängt, wie dies für albihookeri bekannt ist. Dasselbe trifft in noch extremerem Maße auch für purpurata sepaloid zu. Im ganzen wurden in 15 Familien unter 1140 Pflanzen nur 3 albatae (alle anderen waren purpuratae) in F₂ gefunden, obwohl der Großteil der Familien bis zum letzten gekeimten Samen pikiert worden war (Aussaat-Nr. 1959, 119-128; 1960, 166-170 und 179). RUDLOFF hatte (l.c.) bei Verwendung von purpurata St. unter 102 F₂ Pflanzen 98 purpuratae und 4 albatae und RENNER (1958 S.369) unter 171 Pflanzen 155 purpuratae und 16 albatae gefunden. Dies entspricht ungefähr den Prozentsätzen, wie sie in F₂ von albihookeri für die Verteilung von albicans und hookeri festgestellt wurden. Das sepaloidie-Merkmal scheint albicans in den Embryosäcken noch mehr zu hemmen oder ^hpurpurata noch konkurrenzfähiger zu machen als dies bei purpurata St. der Fall ist. Anders ist das krasse Verhältnis von 1140 : 3 nicht zu verstehen.

Die einzige mögliche Spaltung ist die nach Xan - xan (vgl. W.STUBBE für suaveolens), da nur 8·9 ein B₁-valent bildet und alle anderen Chromosomen in einem 12 Ring angeordnet sind. Diese Spaltung wurde jetzt auch für albicans aus biennis Mü. und biennis sulf gefunden, zeigt aber keinerlei Einfluß auf die Ausbildung des sep-Merkmals. Immerhin aber half sie uns eine xan xan, also olivgrünblättrige, sepaloidie purpurata für weitere Untersuchungen zu gewinnen. Es seien hier nur die Verhältniszahlen der Xan und xan-Pflanzen für F₂ von albipurpurata aus biennis Mü., biennis sulf und suaveolens St. aufgeführt (Tabelle 4). Die xan-Pflanzen sind wesentlich schwächer wüchsig als die normalgrünen Typen und bedürfen eigener Wartung. Der Einfluß

des Kurztagsfaktors K (W.STUBBE 1953) ist nicht deutlich, weil Xan und xan gleichmäßig schlecht zum Schoßen kommen.

Viel wichtiger war es, zu erfahren, ob häufiges Crossing-over zwischen den Normalkronigkeit und den Sepalodie bedingenden Chromosomenabschnitten stattfindet, spielt doch gerade diese Frage bei der Diskussion um das *cruc*-Merkmal eine bedeutende Rolle.

Zum mindesten für das *sep*-Merkmal kann Crossing-over in größerem Maße ausgeschlossen werden, da in keiner der untersuchten Spaltungen, bei denen solche Rekombination erkennbar sein sollte, der Übergang von *sep* auf ein anderes Chromosom gefunden wurde. *Sep*, also die Normalkronigkeit, wurde jedoch in einigen wenigen Fällen durch Crossing-over vom Partnerkomplex übernommen (Tab.4). Es sollte also doch auch noch das Korrelat gefunden werden. Diese wenigen normalkronig gewordenen, vorher sepaloiden *purpuratae* lassen auch für die *Cr - cr -* Faktoren nur gelegentliches Crossing-over von einigen Prozent als wahrscheinlich vermuten.

Deutliche Spaltung nach der Blütengröße und das Auftreten von Pflanzen mit kleineren Blüten als sie beide Eltern vererben - wie sie RUDLOFF (l.c.) in den Nachfolgegenerationen von *albipurpurata* fand - konnte an unserem Material, wohl wegen der extremen Sepalodie der Petalen, nicht festgehalten werden, doch schienen einige Pflanzen etwas kleinere Blüten zu haben.

Waren die beiden *albipurpuratae* in den Keimschalen nur durch die rote Blattrandzählung von den *purpuratae* zu unterscheiden, so überholten sie im Freiland letztere im Wachstum und standen in voller Blüte, bevor die erste *purpurata* überhaupt zu schoßen begann. Wie die durch Crossing-over normalkronig gewordenen *purpuratae*, zeigten

beide albatae keinerlei Defekte der Blütenblätter. Die F_3 wird zur Zeit untersucht.

Tabelle 4

Beleg Nr.	Kreuzung	Anzahl der Pflanzen	ge-keimt	tot	Abweicher	purpurata	albata	Freiland	blühend	sep	Sep Crossovers	Nicht geschößt	
55	albipurpurata (aus biennis Mü. x purp. sep) x selbst	110	107	1	3	17 x an 86 x an	-	103 purp.	82	81	1	21	
56	albipurpurata (aus biennis sulf. x purp. sep) x selbst	110	108 nur 55 ausgepflantzt	10	3	10 x an 45 x an	-	55 purp.	32	31	1	23	
57	albipurpurata (aus suaveol. St. x purp. sep) x selbst	110	101	2	-	17 x an 81 x an	2 Sep x an	96 purp.	60	57	3	36	2 albatae Sep

d) Die Kreuzungen von purpurata sep mit biennis Mü. und biennis sulfurea (rubens-Verbindung). Belege 61-65.

In Abschnitt 1 wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Kreuzung von purpurata sep sowohl mit biennis Mü. als auch mit biennis sulfurea nur vollkommen normalkronige, normalgelbbblütige purpurirubata ergab. Die blaßgelbgrünliche Farbe der sepaloïden Petalen von purpurata hat also nichts mit dem sulfurea-Faktor von biennis und suaveolens zu tun.

Unter den purpurirubatae (aus purpurata sep x biennis Mü.) trat eine einzelne panaschierte Pflanze auf, die normalgrüne und gelbgrüne Sektoren aufwies. Nach den bisherigen Erfahrungen (RENNER, SCHÖTZ) dürfte sie durch eine Plastidenmutation entstanden sein. Die coronifera-Plastiden von purpurata sep sind nämlich mit biennis und den meisten bis jetzt geprüften Arten vollkommen normalgrün. Sollte aber

die als Mutter verwendete *purpurata sep* wirklich noch Plastiden von *purpurata* St. enthalten haben, was unwahrscheinlich ist, so sei darauf verwiesen, daß *purp.* St. nach der Tabelle von W.STUBBE das gleiche Plastom wie *biennis* besitzt (W.STUBBE 1959), also die Pflanzen auch in diesem Fall normal ergrünen müßten. Da auch die *rubi-purpuratae* der reziproken Kreuzung (Beleg 18) vollkommen normalgrün waren, bleibt nichts anderes übrig, als Plastidenmutation anzunehmen. Die Selbstung weißgrünrandiger Zweige brachte nur hellgrüne Keimlinge hervor, die trotz der Spaltung nach zwei Bivalenten und der Möglichkeit des Herausspaltens von homozygoter *purpurata* alle gleichfarbig waren und nach einigen Wochen starben. (Beleg 64) .

Selbstung normalgrüner Zweige lieferte nur normalgrüne Nachkommenschaft. Die Blütenblätter der normalgrünen, wie auch der gelbgrünen Sektoren der Pflanze waren normalgelb. Petalendefekte waren nicht zu finden. Die mutierten gelbgrünen Plastiden haben also zwar die Fähigkeit verloren - zum mindesten mit dieser Kernkombination - zu ergrünen, nicht aber sich in Chromoplasten umzuwandeln und Karotinoide zu bilden (vgl.auch SCHÖTZ 1961, im Druck). Dieselbe Erscheinung haben wir übrigens auch bei Bastardscheckung (vgl. SCHÖTZ und REICHE 1957), bei der die Plastiden des einen Elters mit der neuentstandenen Kernkombination nicht zu ergrünen vermögen und weißgelbe Sektoren bilden. Auch hier sind alle Blüten, auch die vollkommen weißlaubiger Zweige, normalgelb. Dasselbe gilt auch für die von SCHÖTZ (vgl.1954) sehr viel verwendete *hookeri* mit mutierten Plastiden. In keinem Fall konnte bis jetzt ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten sepalodischer und cruciater Blüten und der Plastidenausstattung festgestellt werden.

Für die weitere Analyse des *sep*-Merkmals aber wurde nicht diese panaschierte, sondern eine vollkommen grüne Pflanze verwendet. Eine Unterscheidung von *purpurirubata* und

purpurata im Freiland ist manchmal recht schwierig. Da zudem die einzelnen Spaltungstypen verschieden gut schoßen und die schneller wachsenden Formen dann die langsameren leicht ersticken, wurde die Auszählung schon in den Keimschalen vorgenommen und die Pflanzen dann sortiert ausgepflanzt. Es findet Spaltung nach rund- und spitzblättrig (5.6 Chromosom) und unabhängig davon nach rot- und weißnervig (1.2 Chromosom) statt. Rubens · rubens, wie auch Verbindungen, die den Rotnervenfaktor doppelt enthalten, sind nicht lebensfähig. Purpuratae und purpurirubatae können als Rosetten am Blatt-Tupfungs-Faktor (Mac) unterschieden werden, der nur durch gelegentliches Crossing-over von rubens auf purpurata übergeht. Die Spaltung R - r ist im Gewächshaus noch nicht sichtbar, wohl aber die nach Sp - sp. Auch im Freiland ist die Unterscheidung zwischen rot- und weißnervig bei den purpuratae nicht eindeutig möglich, weil hier der ganze purpurata-Komplex, nicht nur das 1.2 Chromosom einer Ausprägung des Anthocyans in den Blattnerven entgegenwirkt, man also fast von dominanter Weißnervigkeit sprechen könnte. Dasselbe ist übrigens auch bei Verbindung von augens aus parviflora Waldenburg mit ^hpurpurata der Fall (Beleg 41), wo, wie wir unten sehen werden, die Rotnervigkeit von augens durch ^hpurpurata fast vollkommen unterdrückt wird, während andere weißnervige Komplexe wie ^hhookeri, levans, velans, subvelans mit augens stark rotnervige Bastarde ergeben. Die Weißnervigkeit von ^hpurpurata ist genau so extrem wie die von albicans aus biennis oder tingens aus rubricaulis.

Nur diese beiden Komplexe - zusammen mit rubens - stehen aber für die etwas unklare Entstehung von purpurata St. in den Kulturen von KLEBAHN zur Debatte (KLEBAHN 1914, S.34). Neben dem P-Faktor und der Stengelrötung von purpurata, die beide aus tingens stammen müssen, und der anliegenden Blattrandbehaarung der Rosetten, wie sie albicans und tingens vererben, ist diese Weißnervigkeit ein weiterer Fak-

ter, der für die Abstammung von *purpurata* aus den vorgenannten Komplexen spricht. Dazu kommt noch, daß *purpurata* Plastiden vom *biennis*-Typ besitzt. Die Chromosomenformen von *albicans*, *tingens* und *rubens* sprechen jedoch nicht gerade für eine solche Ableitung, die Abstammung von *purpurata* St. ist also weiterhin noch unklar.

Die Schwierigkeit der Unterscheidung zwischen weiß- und rotnervig in F_2 von *purpurata*-Kreuzungen tritt in vielen Kombinationen mit Rotnervigkeit vererbenden Komplexen, wie *rubens*, *gaudens*, *augens* auf und wird in den folgenden Kapiteln nicht mehr eigens erwähnt. Auf die starke Tendenz zur Zweijährigkeit der *purpurata* und damit auf die Erschwerung der Versuche wurde schon früher hingewiesen.

Im Gegensatz zu den *purpuratae* ist in F_2 bei den *purpurirubatae* eine eindeutige Entscheidung zwischen R- und r-Pflanzen leicht möglich. Wie schon die F_1 schoßen sämtliche *rubatae* der F_2 - gleichgültig ob *rubens* aus *biennis* Mü. oder *biennis sulfurea* - sehr gut und früh. Dies steht in ausgesprochenem Widerspruch zu unseren Erfahrungen mit *purpurirubata* aus der Kreuzung *purp.sep* $\times$ *biennis cruc*, wie sie später mitgeteilt werden, wo *purpurirubata* einjährig fast nicht zum Blühen zu bringen war. Entweder unterscheiden sich die *rubens*-Komplexe von *biennis* Mü. und *biennis sulfurea* doch stärker von *rubens* aus *biennis cruc* oder die Normalkronigkeit der ersteren wirkt auf die rasche Entwicklung zur Blüte fördernd, während durch *rubens cruciat* die vegetative Phase verlängert wird.

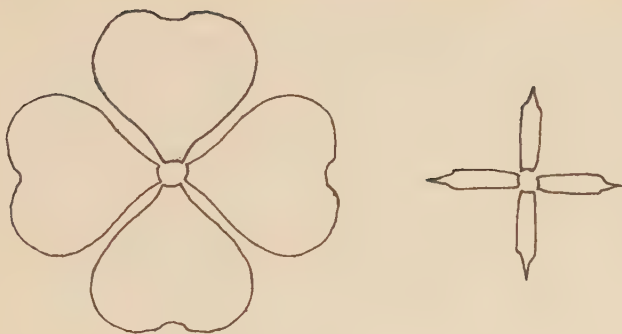


Abb. 3. Oe. (purpurata sep × biennis Mü.)
purpurirubata × selbst, 60/153;
normalkronige und sepalodische Blü-
te von purpurirubata.

Die Spaltung nach der Korollenform brachte eine klare Trennung nach normalkronig und sepaloid (Abb. 3), unabhängig von den R- r- Faktoren, die im 1·2 Chromosom liegen. Das sepalodische Merkmal liegt also eindeutig im 5·6 Chromosom und ist mit einem Spitzblattfaktor, dem Faktor für mittelbreites Blatt und wahrscheinlich für starke Blattrandzählung gekoppelt, während mit dem Chromosom für stumpfen Kelch und runde Blätter (sp) gleichzeitig die Normalkronigkeit von rubens vererbt wird. Belege 61-65. Mit dem 5·6 Chromosom aus rubens geht neben der Blüten- und Blattform auch ein Faktor auf purpurata über, der die ungeschoßten Blattrosetten besonders im Herbst stark abgeflacht erscheinen läßt. Das 5·6 Chromosom von purpurata bedingt dagegen stärker nach oben abstehende Blätter der Rosetten. Auf diese Weise war es möglich, im Herbst auch nicht geschoßte Sp sp von Sp Sp-Pflanzen zu unterscheiden und damit gleichzeitig eine bedingte Einstufung unter die Normalkronigen oder Sepaloiden

vorzunehmen. Von beiden unterscheidbaren Rosettentypen im nächsten Jahr weitergezogene Kontrollpflanzen bestätigten in jedem Fall die Erwartung. Ein gelegentliches Crossing-over zwischen normalkronig und sepaloid ist wegen der Art der Spaltung (Sp dominant spitzblättrig aber rezessiv sep, sp rezessiv rundblättrig und stumpfknospig aber dominant normalkronig) hier schlecht zu finden. Nie wurde eine rundblättrige sp-Pflanze mit sepalodischen Petalen gefunden, weder unter den purpuratae noch unter den rubatae. Aufspaltung nach Blütengröße wurde nicht beobachtet, deutlich war aber eine schwache Förderung der Blattbreite durch den R-Faktor aus rubens (Abb. 4), gegenüber den weißnervigen Typen (purpurata und rubata). Auf den R-Faktor wird später noch zurückzukommen sein.

Da rubens aus biennis sulfurea - wie vorher schon erwähnt - im Gegensatz zu rubens aus biennis Mü. und biennis cruciat, keinen Mac-Faktor vererbt, konnten in den Keimschalen die rubatae nur an der Blattform und dem etwas dunkleren Grün der Primärblätter von den purpuratae unterschieden werden. Die gesamte F₂ von purpurirubata S s war normalgelbblütig, häufiges Crossing-over von sulf findet also auch hier nicht statt. Wie bei der Aufspaltung von purpurirubata (mit rubens aus biennis Mü.) wurden auch bei Verwendung von biennis sulfurea keinerlei Petalendefekte, nur eine saubere Trennung nach normalkronig und sepaloid gefunden. Jegliche Übergänge zwischen normal und sepaloid, wie wir sie aus den Cruciatakreuzungen kennen, fehlen hier - wie schon bei flavens und auch bei allen im folgenden behandelten normalkronigen Arten - vollkommen. Alle Sp Sp sind extrem sepaloid, alle sp sp Pflanzen, sowie die Sp sp Heterozygoten sind normalkronig. Wie in F₂ von purpurirubata aus biennis Mü., treten sp sp Homozygoten immer erst in den zuletzt pikierten Keimschalen in größerer



Abb. 4.

Oe.(purpurata sep, r x biennis Mü. Sep, R) purpurirubata
x purpurata sep, r. 60/153.

Links Stengelblatt und Braktee von R purpurirubata Sep sep,
rechts Stengelblatt u. Braktee von r purpurirubata Sep sep.

Zahl auf. Auch die spitzblättrigen rubatae keimen später als die purpuratae. RENNER (1958, S.341) führte das bei seinen Versuchen mit hookerirubata viel zu geringe Auftreten von sp sp Rekombinanten vor allem auf Schwäche und daher Verlust dieser Pflanzen in den Keimschalen zurück. Hierzu ist festzustellen, daß in fast allen von mir untersuchten Fällen, gleichgültig ob es sich um ^hhookeri-, ^hlevans- oder ^hpurpurata-Verbindungen handelte, eine Spaltung von angenähert 3 : 1 für Sp - sp gefunden wurde, vorausgesetzt, daß alle gekeimten Samen - auch die Nachzügler - pikiert wurden. Die sp sp Pflanzen sind in den Keimschalen genau so gutwüchsig wie die Sp Pflanzen, bilden aber flachere Rosetten und werden, wenn nicht rechtzeitig in eigene Schalen zusammengepflanzt, von den steiler rosettigen Sp Pflanzen behindert und manchmal erstickt. Schon 1925 fand RENNER (S. 101), daß die Selbstung von rubihookeri viel weniger rubatae als hookeri bringt. Dasselbe trifft auch für blandina und purpurata zu. Wahrscheinlich ist hier der rubens-Komplex, der ja auch spätere Keimung der Samen verursacht, schon im Pollen in der Wachstumsgeschwindigkeit den anderen Komplexen unterlegen.

3. Die Kreuzungen von purpurata sep mit lamarckiana St. und lamarckiana excruc.

Die von Heribert NILSON stammende lamarckiana zeichnet sich gegenüber unseren anderen lamarckiana-Typen durch den Besitz eines mit R aus biennis identischen Rotnervenfaktors aus, der in 1.2 liegt. Wie bereits im ersten Abschnitt mitgeteilt, war die ganze F₁, velutinae und laetae, vollkommen normalkronig, die Blüten normalgelb, mittelgroßblütig und mittellanggrifflig, die Pflanzen teils R teils r. Bei Verwendung von lamarckiana als Mutter waren die velutinae schon in den Keimschalen durch ihre anfänglich bleichgelbe Färbung,

die sich aber später fast völlig verlor, von den sattgrünen laetae stark verschieden. Die Verbindung ^hpurpurata·velans kann also mit lamarckiana-Plastiden nur ganz langsam ergrünen, dagegen zeigen die gutwüchsigen, normalgrünen laetae, daß der Ergrünungsfaktor der lamarckiana in gaudens, nicht in velans liegt. Da in der Nachkommenschaft von velopurpurata, durch die schlechte Ergrünungsfähigkeit bedingt, ein starker Ausfall an Pflanzen und damit eine Ungenauigkeit der Versuche zu erwarten war, wurde auf eine weitere Untersuchung von velopurpurata verzichtet und nur mehr laetipurpurata weiter verwendet.



Abb. 5. Oe. (lamarckiana excruciat $\times$ purpurata sep) laetipurpurata $\times$ selbst. Links gelbgrüne purpurata, rechts normalgrüne laeta. 59/107.

Die Selbstung rotnerviger wie weißnerviger *laeta* brachte nur normalgrüne *laetae*, aber lauter blaßgrüne *purpuratae*. *Purpurata* ist also mit *lamarckiana*-Plastiden genauso blaßgrün wie *velopurpurata* der F_1 , auch wenn sie durch Selbstung einer vollkommen normalgrünen *laetipurpurata* entsteht. Genauso verhält sich übrigens die F_2 von *laetipurpurata* aus *lamarckiana* *excruciat* und *subcruciat* (Abb. 5 aus dem Jahre 1959). Dies stimmt mit den Befunden von W.STUBBE überein, der in seinem Schema (1959) *purpurata* mit *lamarckiana*-Plastiden als periodisch bleich (*virescens*) einstuft. *Purpurata* bildet mit *gaudens* in der Diakinese zwei Bivalente (1·2 und 5·6) und einen lo-Ring; es treten also in F_2 neben sepaloiden jetzt auch normalkronige *purpuratae* R und r auf (Belege 66, 67, 68). Aus der Tatsache, daß sämtliche *purpurata*-Pflanzen auch nach Übernahme von 2 *gaudens*-Chromosomen genauso gelbgrün und schwachwüchsig wie die übrigen blieben, geht hervor, daß weder 1·2 noch 5·6 von *gaudens* die für die Ergrünung der *laetae* verantwortlichen Strukturen besitzen. Diese müssen also in den 5 anderen *gaudens*-Chromosomen liegen. Jedoch konnte bis jetzt keiner dieser Faktoren lokalisiert werden, ja es ist noch nicht einmal bekannt, ob sie sich in einem oder in mehreren Chromosomen befinden. Da in sämtlichen Kreuzungen von *lamarckiana* St., *lamarckiana* *subcruc* und *lamarckiana* *excruc* mit *purpurata*, *blandina* oder *hookeri* (auch SCHÖTZ hat solche gefunden) schon in F_1 *velutinae* auftreten, die durch Crossing-over den *Maculata*-Faktor aus *gaudens* übernommen haben und diese Pflanzen gleichzeitig ein etwas besseres Ergrünen zeigen, ist es sehr wahrscheinlich, daß das *gaudens*-Chromosom, in dem der Mac-Faktor liegt, einen Teil der für die Ergrünung verantwortlichen Strukturen enthält. Dieselben Cross-overs treten aber auch in Selbstungs- und Kreuzungsnachkommenschaften von *laetipurpurata*, *laetihookeri*, *laetidalton* u.a. in Höhe von 1-5 % auf. Ähnliches gilt auch für die entsprechenden *rubens*-Verbindungen und für *pingens*.

Neben diesen etwas stärker ergrünenden Mac Cross-overs treten auch einzelne genau so grüne Pflanzen auf, die aber mac sind. Der umgekehrte Fall, nämlich Austausch von Mac ohne Verstärkung der Ergrünungsfähigkeit wurde nie gefunden. Man könnte annehmen, daß in beiden Fällen dasselbe Chromosomen-segment von gaudens von den Austauschvorgängen betroffen ist, daß aber die ausgetauschten Abschnitte von verschiedener Größe sind. Der schwache Ergrünungsfaktor sollte dann distal von Mac im Dreieck des 3.11 Chromosoms liegen (vgl. Abschnitt 2a für rubens und flavens).

Erwähnt soll hier auch noch werden, daß levans und besonders subvelans in lamarckiana-Plasma mit purpurata fast normalgrün werden, daß also bei ihrer Entstehung ein Ergrünungsfaktor von gaudens mit in die neuen, durch Translokation entstandenen Komplexe übernommen worden sein muß. Levans und subvelans sind mac.

Die Spaltung der laetipurpurata erbringt also neben den gelbgrünen, später hellgrünen purpuratae normalgrüne laetae in etwas geringerer Zahl. Während in der Selbstungsnachkommenschaft der r-laetipurpurata nur eindeutige Spaltung nach Sep-sep und unabhängig davon nach der Blütengröße festzustellen war, trat in F_2 von R-laetipurpurata, genau wie bei rubipurpurata, daneben noch unabhängige Spaltung nach R-r auf (Tabelle 5). Dasselbe gilt auch für die herausspaltende purpurata. Da gaudens keinen sp-Faktor wie rubens besitzt, sind die für 5.6 aus gaudens homozygoten Pflanzen nicht eindeutig von den hierfür heterozygoten zu unterscheiden. Beide sind vollkommen normalkronig, groß- und mittelgroßblütig und unterscheiden sich nur durch ihre verschiedene, an 5.6 gebundene Blattbreite. Alle für sep, also für 5.6 aus purpurata homozygoten Pflanzen sind schon kurz nach Beginn des Sprossens unter den später normalkronigen Pflanzen durch ihr langsames Wachstum und ihre

schmäleren Blätter zu erkennen. Das Normalkronigkeit bedingende Chromosom von *gaudens* vererbt also außer der Spitzblättrigkeit auch einen Blattbreitenfaktor, der jedoch nicht mit dem auch Blattflächenwellung hervorrufenden identisch ist. Denselben Blattbreitenfaktor enthält auch *M-gaudens* aus *M-lamarckiana*. Über eine starkwüchsige, breitblättrige, normalgrüne *purpurata*, die diesen Blattbreitenfaktor homozygot enthält, wird später im Zusammenhang mit *M-gaudens*-Kreuzungen berichtet.

Tabelle 5

Beleg Nr.	Kreuzung	Verbindung	Gesamtzahl der Pflanzen	gestorben	Nicht geschoßt	blühend	sep	Sep
66	R - laetipurpurata (aus lam. St. × purp. sep) × selbst	purpuratae laetae	66	32	-	34	10R + r	24R + r
			32	-	-	32	7R + 5r	9R + 11r
67	r - laetipurpurata (aus lam. St. × purp. sep) × selbst	purpuratae laetae	54	7	2	45	12	33
			32	3	-	29	6	23
68	r - laetipurpurata (aus lam. exruc. × purp. sep) × selbst	purpuratae laetae	43	1	-	42	12	30
			53	-	1	52	9 + 1	38 + 4
zusammen :						234	62	172
						100%	26,49%	73,51%

Keine der aufgetretenen sepaloiden Pflanzen, *purpuratae* und *laetae*, zeigte irgendeine Verbreiterung der extrem sepaloiden Korolle, und an keiner der normalkronigen Pflanzen waren irgendwelche Blütendefekte zu erkennen (mit Ausnahme einiger gebuchteter Petalen, die wie erwähnt, durch mechanische Behinderung beim Breitenwachstum der Blütenblätter entstehen). S. Abb. 6 und 7. Wie RENNER schon mitteilt, geht mit dem R-Faktor von *lamarckiana*, verglichen mit r, eine schwache Blütenvergrößerung. Dies kann auch für mein Material bestätigt werden.

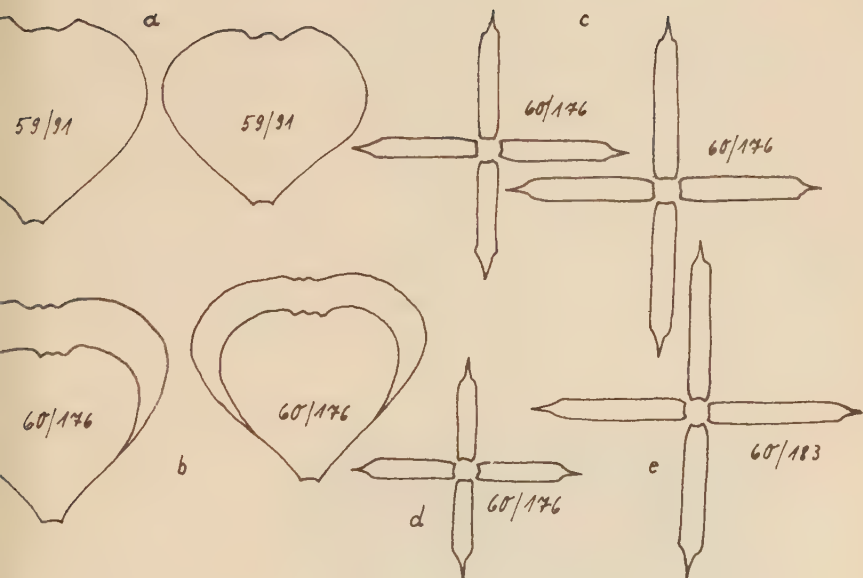


Abb. 6. Oe. (lamarckiana St. $\times$ purpurata sep) laetipurpurata Sep sep.

- a) F_1 ; links R, rechts r.
- b) F_2 ; normal-kronige Typen; links R, rechts r.
- c) F_2 ; sepalodische Typen, R; links Co co, rechts co co.
- d) F_2 ; sepalodische r-laeta Co co.
- e) F_2 ; sepalodische r-laeta co co mit co aus quaerens.

Genauso wie r-laetipurpurata aus lamarckiana St. verhält sich laetipurpurata aus lamarckiana exaruciat in F_2 . Normal-kronigkeit ist auch hier mit einem die Blattbreite beeinflussenden Faktor verbunden, während die Sepalodie mit

schmälerem und spitzerem Blatt, sowie etwas langsamerer Entwicklung gekoppelt ist (Fig. 5). Spaltung nach Blütengröße konnte, da *lamarckiana excruciat* und *purpurata* fast den gleichen Blütendurchmesser aufweisen, nicht mit Eindeutigkeit festgestellt werden. Jedoch haben wir an allen bis jetzt untersuchten Formen, im völligen Gegensatz zu den Erfahrungen mit dem *cruc*-Merkmal, keinerlei Einfluß der Co-co-Faktoren auf die Ausprägung der Sepalodie beobachten können. Auch *lamarckiana excruciat*, die ja aus *lamarckiana subcruciat*, also einer *cruciaten* Sippe, abgespalten wurde, verhielt sich hier genauso wie alle anderen *normalkronigen* Arten und ohne Anklänge an ihre *cruciate* Abstammung. Es war nur die Alternative vollkommen *normalkronig* und extrem *sepaloid* zu finden (Tab. 5 und Abb. 8).



Abb.7. *r-laetipurpurata sep* (aus F_2) 60/176.

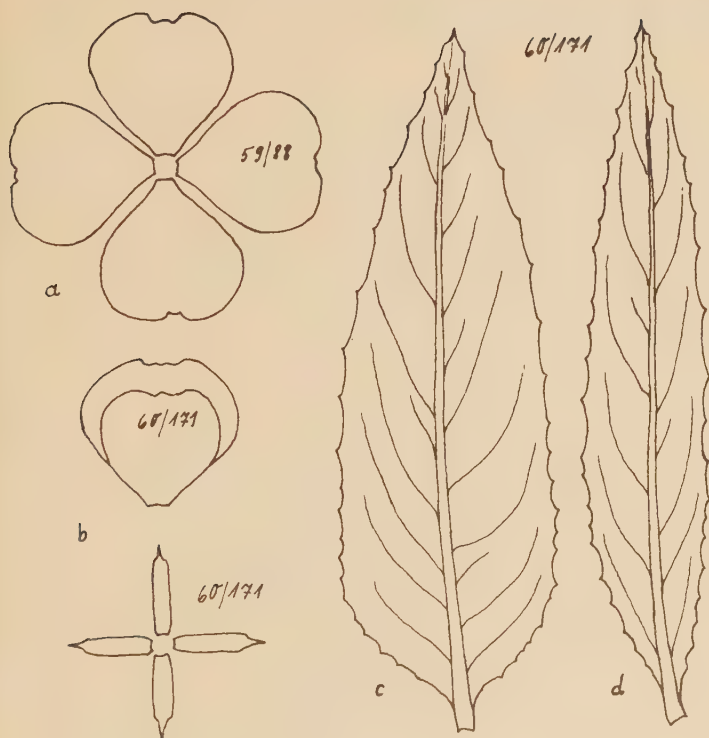


Abb. 8. *Oe. (lamarckiana exoruciat x purpurata sep) laetipurpurata*.

- a) *laetipurpurata* F₁, normalkronig und sepaloid,
- b) *laetipurpurata* F₂, normalkronig und sepaloid,
- c) Braktee von *laetipurpurata* normalkronig, homozygot für 5.6 aus *gaudens exoruc.*
- d) Braktee von *laetipurpurata* sepaloid, homozygot für 5.6 aus *purpurata sep.*

4. Kreuzungen mit parviflora W. (augens)
und auctipurpurata. Belege 41,69,70.

Die im Jahre 1959 ausgesäte Kreuzung parviflora Waldenburg x purpurata sep erbrachte 27 sehr starkwüchsige Mac auctipurpuratae, keine subcurva. Der größte Teil davon kam erst im zweiten Jahr zur Blüte. Sämtliche Pflanzen waren vollkommen normalkronig mit etwas kleiner als mittelgroßen Blüten (23 : 27 mm). Selbstung und Rückkreuzung mit purpurata sep wurden hergestellt.

Nach BAERECKE (1944, S.80) ist die Chromosomenformel von augens 1.2, 3.13, 4.12, 5.6, 7.10, 8.11, 9.14. Diese Komplexformel ergibt aber mit subcurvans aus silesiaca, einem ebenfalls von BAERECKE analysierten Komplex, anstelle des gefundenen 14 Rings eine Konfiguration von 10, 4. BAERECKE vermutete nun, daß sich entweder subcurvans aus parviflora durch eine weitere Translokation von subcurvans aus silesiaca unterscheide oder daß die relativ geringe Anzahl von Konfigurationen, aus denen auf die augens-Formel geschlossen wurde, "doch noch eine weitere, augenblicklich nicht auffindbare Kombinationsmöglichkeit offen läßt." (BAERECKE 1944, S.81).

Während für augens bis jetzt keine Konfiguration oder Spaltung gefunden werden konnte, die der Formel BAERECKEs widerspricht, scheint dies für subcurvans der Fall zu sein (vgl. Abschnitt 8). Da die ganze Frage der Konfiguration von parviflora an anderer Stelle ausführlicher diskutiert werden soll und aus den in Abschnitt 8 genannten Gründen noch einige Untersuchungen notwendig sind, sei hier nur auf die Dinge hingewiesen, die im Zusammenhang mit dem sepalodie- und cruciata-Merkmal von Interesse sind. Augens enthält einen Rotnervenfaktor, der aber im Gegensatz zu R

aus biennis, R-lamarckiana oder R-syrcticola homozygot lebensfähig zu sein scheint. R aus biennis, lamarckiana und R-syrcticola sind identische Faktoren, die im 1.2 Chromosom liegen, und wenn homozygot vorhanden, die Embryonen schon früh zum Absterben bringen; die sie enthaltenden Samen sind geschrumpft. Ob bereits dieser Rotnervenfaktor in doppelter Dosis tödlich wirkt, oder ob er eng mit einem Letalfaktor im selben Chromosom gekoppelt ist, konnte noch nicht entschieden werden. Für die Beschreibung weiterer Wirkungen des R-Faktors sei auf die Veröffentlichung der Kreuzungen mit cruciata II (Cl.) verwiesen. Interessanterweise ist nun aber augens trotz seines Rotnervenfaktors auch bei Kreuzungen mit R-biennis, R-lamarckiana, R-hookeri u.a. voll lebensfähig und gut fertil. Entweder enthält also augens nicht denselben Letalfaktor, der sonst mit R gekoppelt ist, oder der Rotnervfaktor der parviflora ist dem R-Faktor nicht homolog. Bemerkenswert ist auch, daß auctirubata nur schwach rotnervige Blätter aufweist, obwohl hier zwei Rotnervenfaktoren verbunden sind. Dies dürfte aber nicht am 1.2 Chromosom von rubens liegen, sondern am ganzen rubens-Komplex, weil auctihookeri aus parviflora Waldenburg $\times$ R-hookeri cr, sp (dessen R aus rubens stammt) und auch auctivelutina aus R-lamarckiana fast dunkelrotnervige R^{aug.} R^{bi.}-Pflanzen neben schwach rotnervigen R r -Pflanzen liefern. (Ähnlich wie der Rotnervenfaktor von augens verhält sich übrigens auch der von pingens und subpingens, denn pictirubata lebt genauso wie auctirubata). Auf die fast dominante Wirkung der Weißnervigkeit von purpurata über R-augens wurde bereits früher hingewiesen.

RUDLOFF (1930) hatte in F₂ von auctivelutina Spaltung nach R - r gefunden und BAERECKE setzte die Rotnervigkeit von augens gleich R von lamarckiana und biennis und schloß daraus, daß das gefundene Bivalent der auctivelutina 1.2 sein müsse. So richtig dieser Schluß ist, wenn R^{aug.} im

selben Chromosom wie $R^{rub.}$ liegt, so unrichtig könnte er sein, wenn R einem anderen Chromosom angehört, also die Rotnervigkeit vielleicht durch verschiedene Chromosomen bedingt ist. Da BAERECKE selbst keine F_2 aufgezogen hatte und so die von ihr erwähnte Spaltung von auctirubata nach $R - r$ nur eine Vermutung war, da weiterhin auctirubata (die von BAERECKE nicht hergestellt worden war), obwohl RR, lebensfähig ist und da außerdem in F_2 der auctirubata von RENNER keine Spaltung nach $Sp - sp$ gefunden wurde (mündliche Mitteilung), vermutete RENNER, daß die augens-Formel nicht ganz richtig sei. 1956 (S.221) wies er darauf hin, daß wegen der Diskrepanz, die zwischen dem gefundenen 14 Ring und der errechneten Konfiguration von 10,4 besteht, die Analyse der Oe. parviflora "noch einmal von Grund auf in Angriff genommen werden" müsse.

Wie vorher schon kurz erwähnt, wurde bei Wiederholung der cytologischen Analyse von augens keine Konfiguration gefunden, die sich nicht mit der Formel von BAERECKE verträgt. Die genetische Analyse läßt eine teilweise Verwandtschaft mit quaerens aus coronifera vermuten. Der R-Faktor liegt wirklich in 1:2 von augens und wird mit velans, paravelans, hookeri und levans, sowie purpurata getauscht. Protokolle hierzu werden in dieser Arbeit nicht mitgeteilt.

Da die F_2 von auctirubata (59/202) im Gegensatz zu der von quaestirubata (vgl. Mitt. I), die viele Stumpfknelche brachte, im Jahre 1959 im Freiland nur aus Sp-Pflanzen bestand, wurde die Aussaat 1960 nochmals wiederholt. Schon 1959 waren unter 47 normalgrünen Pflanzen auch 16 stark olivgrüne, ausgesprochen schwachwüchsige Pflanzen gefunden worden, die kurz nach dem Keimen vom Vermehrungspilz in den Keimschalen getötet wurden. Durch sofortiges Zusammenpflanzen dieser schwachen Typen in eigene Schalen und Behandlung mit fungiciden Mitteln konnten sie 1960 eine Zeit lang am Leben erhalten werden. 70 ausgelegte Samen (60/482)

erbrachten 62 Pflanzen, von denen 19 olivgrün und 43 normalgrün waren. 3 von den normalgrünen erwiesen sich als sp sp, die anderen als Sp. Von den olivgrünen überlebten nur wenige, die aber wegen ihrer Schwachwüchsigkeit nicht ausgepflanzt werden konnten. Auch unter ihnen waren einige sp (mindestens 4 Pflanzen unter 10, die lange genug lebten, daß eine Unterscheidung überhaupt möglich war). Da nicht anzunehmen ist, daß hier plötzlich rubens rubens oder Pflanzen, die 1:2 von rubens homozygot besitzen, lebensfähig sind, so müssen die olivgrünen Pflanzen als für R aus augens homozygote auctirubatae angesehen werden. Dafür spricht auch die Selbstungsnachkommenschaft von R-hookeri (mit R aus augens), in der olivgrüne Pflanzen abgespalten werden, während dies in der Nachkommenschaft der r Pflanzen unterbleibt (61/350, 61/351, 61/352). Mit R^{aug.} dürfte also ein die Ergrünung hemmender Faktor gekoppelt sein.

Wie R aus biennis (vgl. purpurirubata) scheint auch R^{aug.} keinen E₁nfluß auf die Ausprägungsstärke des Sepalodiemerkmals zu haben. Ob R^{aug.} ähnlich wie R aus biennis einen stark fördernden E₁nfluß auf die Ausprägung des cruciata-Merkmals ausübt, ist noch ungewiß und wird zur Zeit untersucht. Die vollkommene Normalkronigkeit von auctiflexa und auch von auctirubata (aus parviflora Waldenburg × biennis cruc) spricht jedoch nicht gerade hierfür. Nachdem nun festgestellt wurde, daß R^{aug.} in 1:2 liegt, und unabhängig davon in F₂ von auctirubata einzelne sp sp Pflanzen auftreten, ist, wenn nicht Crossing-over mitspielt, das zweite Chromosomenpaar der auctirubata als 5:6 festgelegt. Da bis jetzt noch nie eine Abtrennung von sp vom 5:6-Chromosom gefunden wurde, ist der vorstehend gebrachte Einwand, daß möglicherweise Crossing-over vorliegen könnte, unwahrscheinlich.

Ein weiterer Beleg dafür, daß *augens* das 5·6 Chromosom enthält, ist die Spaltung nach den *sep-Sep*-Allelen. Da mir erst seit 1959 eine *sepaloide laeta* und seit 1960 eine *sepaloide rubata* zur Verfügung steht, konnte erst die *auctilaeta* (F_1) untersucht werden. Sämtliche Pflanzen waren *normalkronig* (60/205). Anstelle einer Verbindung, die nach 2 Chromosomenpaaren spaltet, mußte also *auctipurpurata*, die in der Diakinese 3 Bivalente bildet, verwendet werden, wie am Anfang dieses Abschnitts erwähnt.

Da die *auctipurpurata Sep sep* (F_1) vollkommen *normalgrün* war, wurde dies auch für F_2 und die Rückkreuzung mit *purp. sep* erwartet. Sowohl bei Selbstung als bei Kreuzung mit *purp.sep* traten schon in den Keimschalen sehr verschiedene Typen auf (Belege 69 und 70). Aus 72 ausgelegten Samen der Selbstung wurden 69 Pflanzen erhalten, von denen 10 *gelbgrün* bis *leicht olivgrün* waren (*RR* ?) und trotz Verpflanzung in eine eigene Schale nicht lange lebend erhalten werden konnten. Ein Teil der 59 *grünen* Pflanzen zeigte eine eigenartige *heller und dunkler grüne Granulierung* der ersten Blätter, die nur ganz langsam einem *Normalgrün* wuch. Diese Pflanzen waren *purpuratae breiter- und schmalerblättrig*. Die von Anfang an vollkommen *normalgrünen* Pflanzen - ebenfalls *breiter- und schmalerblättrig* - erwiesen sich nach dem Auspflanzen ins Freiland als *Mac*, also als *auctae*. Der *Mac*-Faktor von *augens* tritt nämlich wie der von *quaerens* erst ziemlich spät, also bei einjähriger Kultur erst im Freiland auf, während *Mac* von *pingens*, *subpingens*, *excellens*, *gaudens*, *rubens*, *albicans* (aus *biennis* Mü.) usw. schon in den Keimschalen deutlich zu erkennen ist. Die Spaltung nach *Blattbreite* zeigt, daß zwischen *purpurata* und *augens* ein *Breit- und Schmalblatt-Faktor* getauscht wird, der *breiteres, gewelltes Blatt* von *augens* auf *purpurata* und umgekehrt *schmäleres ungewelltes Blatt* von *purpurata* auf *augens*

überträgt. Es war auf Grund des nachstehend mitgeteilten Verhaltens der F_2 Pflanzen noch nicht möglich, genau zu unterscheiden, ob dieser Breitblattfaktor 5·6 oder 7·10 von augens angehört, doch wird dies die Kreuzung *purpurata sep* × *auctipurpurata Sep sep*, die gerade untersucht wird, klären. Auf Grund der Erfahrungen, daß z.B. mit 5·6 von *gaudens* wohl ein Breitblattfaktor, nicht aber jener Breitblattfaktor, der auch die Blattflächenwellung verursacht, wie dies z.B. bei *quaestipurpurata* (vgl. Mitt.I) der Fall ist, getauscht wird, möchte ich meinen, daß nur 7·10 von augens als Ort für diesen Faktor in Frage kommt. In 7·10 liegt aber ein solcher Faktor auch in *quaerens* von *coronifera*. Unabhängig davon findet Spaltung nach R - r statt. Ob alle normalkronigen Pflanzen breitblättrig und alle sepalodischen schmalblättrig waren, ist nicht eindeutig zu entscheiden, da fast alle *purpuratae* im Freiland durch Sonneneinwirkung getötet wurden, die *auctae* aber in zu geringer Zahl aufgetreten sind. Alle 68 ins Freiland ausgesetzten Pflanzen wuchsen zunächst gut und bildeten normale Rosetten. Die *purpuratae* blieben dann im Wachstum etwas zurück und nach einem Regen und darauffolgendem Sonnenschein, durch den die Blätter dicht mit Verbrennungsflecken übersät wurden, gingen die *purpuratae* langsam, aber unaufhaltsam ein (die Wassertropfen wirken, besonders bei hierfür empfindlichen Pflanzen, wie ein Brennglas). Nur 5 etwas breiterblättrige *purpuratae* kamen zum Blühen (*mac*) und waren alle normalkronig. Von den *auctae* kamen 7 zur Blüte, davon 4 normalkronig und 3 *sep*.

Die Kreuzung *auctipurpurata Sep sep* × *purpurata sep* verhielt sich wie die Selbstung. Auch hier wurde der Großteil der *purpurata*-Typen durch Lichteinwirkung getötet. Von den am Anfang vorhandenen 70 Pflanzen kamen nur 19 zum Schoßen; davon waren 12 normalkronig (R und r), 5 *sep* -

purpuratae und auctae - und zwei waren zum Zeitpunkt der Auszählung schon verblüht. Die Aufspaltung $R - r$ und unabhängig davon $Sep - sep$, ist auch hier, trotz des großen Ausfalls, sichtbar. Augens enthält also 1 R 2 und 5 Sep 6. Mit 5.6 von augens ist noch ein Spitzblattfaktor Sp verbunden. Für purpurata sep bedeutet dieses Ergebnis gleichzeitig wieder eine Bestätigung der von $R - r$ unabhängigen Vererbung der Sepalodie. Das Auftreten der blaßgrünen purpurata-Kombinationen im augens-Flastom stimmt mit dem STUBBESchen Schema überein. Sie sind unter chlorina einzuordnen.

Zur Zeit werden die Kreuzungen aucti-M-laeta und aucti-hookeri (aus parviflora W. $\times$ hookeri r , cr , sp) untersucht. Erstere sollte, da nur 5.6 als Bivalent vorhanden, keine Spaltung $R - r$, letztere Spaltung nach R und sp in deutlicherem Maße zeigen.

5. Die F_2 von truncopurpurata Sep sep
Beleg 71.

Die Kreuzung grandiflora (Cl.) $\times$ purp. sep hatte, wie aus Beleg 30 hervorgeht, 24 vollkommen normalkronige truncopurpuratae hervorgebracht, während eine Pflanze durch schwächeren Wuchs und etwas anders gestaltete Blätter abwich. Es ist nicht sicher, ob dieses Individuum eine neoacuta war oder ob es sich um einen Abweicher handelt. Auch diese Pflanze war normalkronig. Da truncopurpurata in der Meiose einen 14 Ring zeigt, schien es wichtig, in F_2 danach zu suchen, ob eine gegenseitige Beeinflussung der Komplexe in Bezug auf die Sep sep -Faktoren stattgefunden hatte.

Obwohl die Früchte und Samen der F_1 gut entwickelt schienen, kamen von 50 ausgelegten Samen nur 17 zur Keimung; die anderen waren taub. Entgegen den sonstigen Erfahrungen, daß purpurata sich in den Embryosäcken auf Kosten seines Partnerkomplexes breit macht, trat unter diesen 17 Pflanzen keine einzige homozygote purpurata auf. Die 17 normalgrünen, schwach Mac Pflanzen waren gleichförmige truncopurpuratae wie in F_1 , ohne jeden Blütendefekt. Da nicht anzunehmen ist, daß truncans in so großem Maße in den Pollen ging, daß die tauben Samen nur aus truncans-Homozygoten bestehen, muß damit gerechnet werden, daß purpurata in grandiflora Plasma homozygot nicht lebensfähig ist. Auf jeden Fall hatte auch hier kein Crossing-over der Sep sep-Faktoren stattgefunden, da alle Pflanzen normalkronig waren. Aufspaltung nach Blütengröße wurde hier ausnahmsweise nicht gefunden; dies steht in voller Übereinstimmung mit GERHARD (1929, S.294), der in F_2 von curtitruncata (aus cockerelli $\times$ grandiflora von DE VRIES) keine Aufspaltung nach Blütengröße erhielt, obwohl curtans Kleinblütigkeit vererbt.

6. Purpuripercurva (aus purp.sep $\times$ ammophila)
 $\times$ selbst. Beleg Nr. 72.

Genau wie die vorhergehenden Selbstungen sollte auch diese der Lokalisation des Sepalodiemerkmals dienen, da ja anfangs keineswegs abzusehen war, daß sep in 5.6 liegen würde. Die Lage von sep war nämlich vollkommen offen, besonders wenn man polygene Bedingtheit und mehrere mitwirkende Chromosomen annahm. Darüber hinaus war der Einfluß des 7.10 Chromosoms zu prüfen und allenfalls Crossing-over der Sep sep-Faktoren festzustellen. Die Konfiguration ist 12,2 (7.10).

Schon in den Keimschalen konnten mindestens 2, wahrscheinlich aber 3 von einander abweichende Typen unterschieden werden. Aus 46 ausgelegten Samen waren 44 normalgrüne, gutwüchsige Pflanzen erhalten worden. 16 hiervon zeigten typische purpurata-Blätter und -Rosetten, 26 schienen purpuripercurvae mit etwas dichteren Rosetten zu sein; bei 2 Pflanzen waren die Rosetten noch kleiner und kompakter. Im Freiland zeigten die letztgenannten 28 Pflanzen ganz schwach rötliche Blattnerven, während die 16 purpuratae die typisch weiße Nervatur aufwiesen. Leider kamen 1960 im ganzen nur 12 Pflanzen zum Blühen, die anderen müssen 2-jährig untersucht werden. Doch zeigte sich im Freiland klar, daß keine einzige percurva unter den Pflanzen war, denn diese wäre, wie wir aus anderen, hier nicht erwähnten Kreuzungen wissen, früh geschoßt und marginat gewesen. Beide purpurata Typen - ob es sich bei den zwei sehr dicht rosettigen Pflanzen um Homozygoten für den ausgetauschten Faktor handelt (7.10 Chromosom), wissen wir noch nicht - waren wenigstens mit einigen Pflanzen unter den blühenden und alle waren extrem sepalo-disch, mittelgroß- und kleinblütig. Crossing-over in nennenswertem Umfang findet also anscheinend auch hier nicht statt. Dies geht aus den nachfolgenden Versuchen mit purpuricurva und purpurisubcurva noch deutlicher hervor.

7. Purpuricurva x selbst (aus purp.sep x
R-syrticola). Beleg Nr. 73.

Die Diakinesekonfiguration ist 8, 4, 2. Es war daher stärkere Aufspaltung der F_2 zu erwarten als bei purpuripercurva. Früchte wie Samen der Selbstung waren gut entwickelt, von letzteren allerdings $1/3$ geschrumpft. Von 182 ausgezählten Samen einer Frucht waren 120 voll entwickelt, 62 taub. Auch diese leeren Samen waren bis zur vollen Größe herangewachsen, enthielten jedoch nur ver-

kümmerte Embryonen. Von 85 ausgesäten guten Samen keimten 76 und erbrachten normalgrüne Pflanzen. Durch Vermehrungspilz und Mäusefraß gingen im Laufe der Entwicklung 6 Pflanzen zugrunde, sodaß noch 69 zum Blühen kamen (1 Pflanze schoßte nicht). Alle 69 erwiesen sich als typisch sepaloid ohne irgendeine Veränderung oder Verbreiterung der Petalen. Keine einzige curva mit nickendem Gipfel und marginatem Blattrand wurde gefunden, alle Pflanzen waren also purpuratae, teilweise mit eingetauschten Chromosomen aus dem 4-Ring und dem Bivalent. Da dieser Austausch die Sepalodie nicht beeinflusste, wurden die verschiedenen Typen nicht ausgezählt. Der Faktor für Normalkronigkeit bleibt also fest mit M und Cu verbunden, der sep-Faktor wird nicht vom purpurata-Anteil des 8-Rings abgetrennt. Crossing-over fand nicht statt. Eigenartig ist wiederum die vollkommene Verdrängung von curvans aus Eizellen und Pollen. Erwähnt soll hier noch werden, daß eine von den sepaloiden Pflanzen lor-ähnliche, riemenförmige Blätter aufwies, bei gleichzeitiger Haarlosigkeit der Pflanze. Da nicht untersucht wurde, ob es sich um eine trisomatische Pflanze oder um ein Spaltungsprodukt handelt, kann nichts Genaues darüber ausgesagt werden, obwohl die Herkunft der Haarlosigkeit wichtig wäre. (Vielleicht liegen die Haarlosigkeit bedingenden Faktoren im Duplett 7.11, 10.12).

8. Purpurisubcurva (aus purp.sep × silesiaca)
× selbst. Belege Nr. 74 u.75.

Die F₁ hatte lauter normalkronige, gleichförmige purpurisubcurvae mit nickenden Gipfeln erbracht (Beleg Nr. 47). Da nach der Chromosomenformel von BAERECKE für subcurvans (1944, S.76) purpurisubcurva in der Diakinese einen 14-Ring bilden soll, erschien diese Kreuzung sehr geeignet, um etwaige Konversion oder Crossing-over festzustellen. Hierzu wurde purpurisubcurva geselbstet und mit purpurata sep rückgekreuzt. Durch die Rückkreuzung sollte auch festgestellt werden, ob subcurvans hier in den Samenanlagen aktiv werden kann. Da aber schon die Selbstung nur eine einzige subcurva erbrachte, ist es nicht verwunderlich, daß in der Rückkreuzungsnachkommenschaft keine solche gefunden wurde. Von 50 Samen wurden 42 normalgrüne Pflanzen erhalten, von denen schon in den Keimschalen 15 als typische purpuratae erkannt wurden. Die anderen 27 waren etwas dunkler grün und dichter rosettig (genau wie F₂ von purpuripercurva Abschn.6), aber eine hiervon wies rote Blattrandzählung auf, die schon an den Rosetten den Besitz des M-Faktors anzeigt. Einige Pflanzen wurden von Rüsselkäfern gefressen, sodaß nur 37 ausgepflanzt werden konnten, von denen 32 zum Blühen kamen. 5 typische weißnerve purpuratae sind nicht geschoßt. Nur eine einzige Pflanze erwies sich als purpurisubcurva mit nickendem Gipfel und normalkronigen Blüten. Dies war die eine M-Pflanze der Keimschalen. Alle anderen waren extrem sepaloidische purpuratae in zwei eindeutig verschiedenen Formen. Diese Spaltung aber widerspricht jeder Erwartung, da wohl Spaltung nach purpurisubcurva - purpurata, nicht aber nach verschiedenen Typen innerhalb der purpuratae auftreten dürfte. Die Rückkreuzung mit purpurata sep erbrachte dasselbe Ergebnis: Hier waren 30 Pflanzen typisch purpurata und 29 gehörten dem abgeänderten Typ an. Auch diese 59 Pflanzen waren extrem sepaloid, normalkronige subcurva wurde nicht gefunden (Beleg 75).

Es erhebt sich nun die Frage, wie es zu dieser Spaltung kommen kann: Verwechslung des Samenmaterials scheidet aus. Es bliebe noch die theoretische Möglichkeit, daß der Mutterkomplex, also *purpurata sep*, die erst in D_1 gezogen worden war, noch nicht in allen Faktoren homozygot gewesen sei. Dem widerspricht jedoch, daß *purpurata sep* bis jetzt in hunderten von Pflanzen nie einen Abweicher gezeigt hat, daß die Diakinesekonfiguration 7×2 , und bei Kreuzungen mit *purpurata St.* ebenfalls 7 Bivalente aufweist. Wenn wirklich aus *quaerens* ein Chromosom eingetauscht worden und die *purpurata*-Mutterpflanze hierfür heterozygot gewesen wäre, so hätte doch jede F_1 Pflanze von *purpurisubcurva* nur entweder das eine oder das andere Chromosom erhalten können, nicht aber beide gleichzeitig. Eine Spaltung in einem 14-Ring wäre auch hier unmöglich, schon gleich gar nicht, wenn dann wieder typische *purpuratae* neben abgeänderten herausspalten sollten. Da mit der Rosettenform gleichzeitig auch die kurze, dicke Fruchtform und schwachrötliche Blattnerven, bei dunkler grünem Blatt, von *subcurvans* auf *purpurata* übergehen, erscheint es sehr unwahrscheinlich, daß *purpurata sep* für die unerwartete Spaltung verantwortlich gemacht werden kann. Viel eher ist an eine Mitwirkung des *subcurvans*-Komplexes aus *silesiaca* zu denken. Es gibt nun zwei Möglichkeiten: Es findet annähernd 50%iges Crossing-over wie bei den Co co-Faktoren statt, wobei Genomteile von *subcurvans* auf *purpurata* übergehen, während andererseits das Korrelat wegen der wenigen *subcurvae* in F_2 nicht gefunden wird, - oder die Chromosomenformel von *subcurvans* bedarf einer Überprüfung. Da wir leider *purpurisubcurva* aus *purpurata sep* $\times$ *silesiaca* 1960 nicht aufgezogen hatten, konnte die Diakinesekonfiguration dieses Bastards noch nicht untersucht werden (1959 war dies unterblieben). *Purpurisubcurva* aus *purpurata St.* $\times$ *parviflora Waldenburg* zeigt einen 14-Ring und in F_2 fehlt eine solche Spaltung,

wie sie für subcurvans aus silesiaca oben angegeben wurde. Es soll hier nicht weiter auf diese Frage eingegangen werden, bis eine endgültige Entscheidung über die Konfiguration vorliegt. Erst dann ist es möglich zu entscheiden, ob ein neuer Fall von häufigem Crossing-over gefunden wurde oder ob auch die Formel von subcurvans aus silesiaca nochmals untersucht werden muß. Da subcurvans mit den meisten Komplexen große Ringe bildet, ist eine cytologisch-rechnerische Analyse hier erschwert. Die Tatsache, daß BAERECKE die subcurvans-Formel allein auf rechnerischem Wege und noch dazu unter Gleichsetzung von subcurvans aus parviflora (Versuche von RUDLOFF) und subcurvans aus silesiaca gewonnen hat, sowie ihre Angabe, daß diese Formel mit augens statt des in parviflora gefundenen 14-Rings 10,4 ergibt, lassen es nicht unmöglich erscheinen, daß nicht augens, sondern subcurvans aus silesiaca verändert ist. Bei augens wurde, wie Abschnitt 4 mitteilt, keine der Formel von BAERECKE widersprechende Konfiguration oder Spaltung gefunden.

9. Die Kreuzungen von purpurata sep
mit argillicola. Belege 15, 16, 76, 77.

Als letzte der Kreuzungen mit der Gruppe der Cernuae soll nun purp.sep x argillicola untersucht werden. Die F_1 erbrachte nur normalgrüne Pflanzen, während bei der reziproken Kreuzung der Großteil der Pflanzen hellgrün und langsamwüchsig war. Nur diejenigen Pflanzen, die durch den Pollen genügend väterliche Proplastiden erhalten hatten, enthielten auch normalgrüne Sektoren. Die F_2 der vollkommen normalkronigen purpuridilatata ließ, bedingt durch 5 Bivalente und einen 4 Ring in der Meiose, starke Aufspaltung erwarten. Diese wurde auch gefunden, doch kamen viele Pflanzen, durch die extreme Zweijährigkeit

sowohl von *purpurata* als auch besonders von *argillicola*, nicht zum Blühen, oder wurden von den anderen erstickt. Die Spaltung nach verschiedenen Blattbreiten und Rosettentypen war schon in den Keimschalen eindeutig zu erkennen. Auf diese soll hier nicht näher eingegangen werden. Von 148 gekeimten Samen ergaben 21 vollkommen weißgelbe Keimlinge, die bald starben. Anscheinend verhindert also ein Teil des dilatans-Komplexes, wenn homozygot vorhanden, die Ergrünung der coronifera-Plastiden. Panaschierte Pflanzen wurden nicht gefunden. Zwei Pflanzen waren, bevor sie über den Boden kamen, gestorben. Von den anderen 125 Pflanzen hatten 4 ausgesprochen hellgrüne, besonders weiche, breite Blätter. Diese 4 Pflanzen waren sehr langsamwüchsig und gingen zugrunde. Im ganzen zeigten von den 125 Pflanzen 51 eigenartige Auswüchse aus den Blattachsen der Primärblätter und Kotyledonen, die anderen 74 waren vollkommen normal. Schon nach dem 5. oder 6. Blatt begannen bei diesen 51 die Blattachselknospen durchzutreiben und bildeten Seitentriebe, die teilweise fast tumorenartige Formen annahmen (Abb. 8). Sollte es sich herausstellen, daß diese Abänderung einwandfrei durch ein Gen bedingt ist, so soll dieser Faktor auf Vorschlag RENNERS pr (für prolifer) und sein Korrelat Pr heißen. Da die Kreuzung *purpuridilatata* × *argillicola* unter 99 Pflanzen nur eine pr Pflanze brachte, kann dies als Dominanz von Pr über pr gedeutet werden. Die eine pr-Pflanze könnte ein zufälliges Selbstungsprodukt sein.

Von den 121 grünen Pflanzen aus *purpuridilatata* × selbst kamen 55 zum Blühen, 42 schoßten nicht und 24, vor allem kleinrosettige *argillicola*-Typen, wurden von den kräftigeren Pflanzen erstickt. Von den 55 blühenden Pflanzen waren 43 normalkronig, davon 28 mit nickendem Gipfel (Ce) und 15 aufrecht, 12 extrem sepalodisch (6 Ce, 6 ce). Unabhängig von der Spaltung nach Sep - sep, Ce - ce findet Spaltung nach Blattbreite, nach Blütengröße, nach P - p



Abb. 8.

Rosette mit dem prolifera-Merkmal aus F_2 von *purpurata* sep x *argillicola*. 60/119. Erklärung im² Text.

und nach behaart - unbehaart statt. Mit P geht die rote Kelchfärbung und der aufrechte Wuchs, mit Ce aber der Marginata-Faktor M. Dies bedeutet, daß Ce und M in den beiden *argillicola*-Chromosomen des 4 Rings liegen (1·4, 2·3), während P und aufrechter Wuchs (ce) an 1·2, 3·4 von *purpurata* gebunden sind. Daraus läßt sich schließen, wie RENNER schon für *curvans*, *percurvans* und *flectens* fand, daß Ce wahrscheinlich im 4 Ende des 1·4 Chromosoms,

M aber im 3 Ende des 2.3 Chromosoms von dilatans liegt. Die Lage des P Faktors von purpurata in 3.4 ist bekannt. Unabhängig davon ist die Spaltung nach Sep-sep, wie normalkronige und sepalodische, nickende Typen zeigen, die wiederum behaart und vollkommen unbehaart auftreten. Genau dasselbe trifft für die aufrechten m, ce Typen zu. Die Faktoren für behaart - unbehaart liegen also sicher nicht in den Chromosomenschenkeln 1, 2, 3, 4, 5, 6, wahrscheinlich auch nicht in 7.10. Nichts widerspricht einer Lokalisation in 8.9, 11.12 und 13.14.

Zur Analyse und Lokalisation anderer Faktoren von dilatipurpurata wurden noch 9 Familien aufgezogen, doch dauern diese Versuche noch an und werden später besprochen. Sie stimmen aber in der Art der Aufspaltung mit den hier dargestellten überein. Von den vorher schon genannten 99 Pflanzen der Kreuzung prupuridilatata Sep sep × argillicola waren alle blühenden vollkommen normalkronig, ohne irgendwelche Defekte.

F₂-Familien

- 51 excellipurpurata Sep sep (aus 59/96) × selbst:
90 Samen ausgesät, 88 gekeimt, Pflanzen teils normalgrün, teils hellgrün, teils gelbgrün. 86 Pflanzen ins Freiland, davon 80 blühend: 66 normalkronig, 14 typisch sep. Starke Aufspaltung nach Blatt- und Rosettenform. (60/180).
- 52 daltonpurpurata Sep sep (aus 59/98) × selbst:
Von 125 Samen 122 gekeimt: 117 normalgrüne Pflanzen, davon 111 blühend: 80 normalkronig, 31 typisch sep. Aufspaltung nach Blütengröße, nach Behaarung, nach Kelch-, Blatt- und Rosettenform, sowie str und ^{str} gekoppelt mit P. (60/181).

53 purpuripurpurata Sep sep, normalkronig, (aus 59/77)

x selbst :

Von 100 Samen 99 normalgrüne, gleichförmige Pflanzen.
82 blühend, davon 62 normalkronig, 20 typisch sep.
3 Pflanzen tot, 14 nicht geschoßt. (60/160).

54 levopurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/81)

x selbst :

Von 110 Samen 107 gekeimt, 106 Pflanzen. Teils stark gelbgrün, teils normalgrün. 79 Pflanzen blühend, 3 nicht geschoßt, 24 gelbgrüne gestorben. Von diesen 79 Überlebenden 57 vollkommen normalkronig, 22 typisch sep; großblütig und mittelgroßblütig. Starke Spaltung. (60/163).

55 hookeripurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/82)

x selbst :

120 Samen ausgesät, 112 gekeimt, 112 normalgrüne Pflanzen: 33 pec, 79 Pec. Blühend: 23 pec Sep, 10 pec sep, 52 Pec Sep, 21 Pec sep, 6 Pec nicht geschoßt. Starke Aufspaltung. Blüten von mittelgroß bis großblütig. (60/164).

56 subvelopurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/83)

x selbst :

Von 90 Samen 85 gekeimt. Pflanzen teilweise ziemlich hellgrün und schwachwüchsig, nur 14 normalgrün. 65 blühend, davon 51 Sep, 14 typisch sep. (60/165).

57 flavipurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/92)

x selbst:

Von 105 Samen nur 78 gekeimt: 78 Pflanzen. Starke Spaltung nach Rosetten- und Blattformen, nach Behaarung, Blattbreite, Blütengröße, Mac-mac, nach Habitusunterschieden usw.. Nur nach Sep - sep ausgezählt: 48 normalkronig, 30 sep; davon 2 breitblättrige Pflanzen, etwas breiter sepaloid. (60/178).

- 58 albipurpurata Sep sep, normalkronig (aus biennis Mü.)
x selbst (aus 59/84):

Von 110 Samen 107 gekeimt: 3 schmalblättrige Abweicher, sonst nur purpuratae, keine albata, 1 Pflanze tot. Die Abweicher sterben im Freiland bald. Von den purpuratae 86 Xan, 17 xan. 82 blühend, davon 81 typisch sep (Xan und xan) + 1 normalkronige Xan purpurata (Sep Cross-over), 21 nicht geschoßt, einige davon tot. (60/166).

- 59 albipurpurata Sep sep, normalkronig (aus biennis sulf)
x selbst (aus 59/85):

Von 110 Samen 108 gekeimt, 98 normalgrüne Pflanzen. Nur purp., keine albata, 3 schmalblättrige, trisome Abweicher. 55 purpuratae ausgepflanzt: 10 xan, 45 Xan. 32 blühend: 31 typisch sep (Xan und xan) + 1 normal-kronige Xan purpurata (Sep Cross-over). (60/167).

- 60 albipurpurata Sep sep, normalkronig (aus suaveolens St.)
x selbst (aus 59/92):

Von 110 Samen 101 gekeimt, 99 Pflanzen: 2 albatae mit roter Blattrandzähnung, 1 schmalblättriger Abweicher, 96 gleichförmige purpuratae. Die beiden albatae Xan, 17 purpuratae xan, 81 purpuratae Xan. Blühend: 2 normal-kronige albatae, 57 typische sep purpuratae, 3 normal-kronige purpuratae (Sep Cross-overs), die anderen nicht geschoßt. (60/179).

- 61 purpurirubatae Sep sep, normalkronig (aus biennis Mü.)
x selbst (aus 59/72):

Von ungefähr 190 bis 200 Samen 164 gekeimt: 156 normal-grüne Pflanzen: 52 Sp Mac rubatae (27 r, 25 R); 11 sp Mac rubatae (6 R, 5 r); 71 Sp mac purpuratae (40 R, 31 r); 22 sp mac purpuratae (13 R, 8 r). Blühend: 31 normal-kronige Sp sp rubatae (18 r, 13 R); 20 rubatae Sp Sp, typisch sep (9 r, 11 R); 11 sp rubatae normalkronig

(6 R, 5 r). Kelch der R rubatae gut rotstreifig, Kelch der r rubatae fast grün. Von den purpuratae waren 46 Sp sp, normalkronig (R und r); 14 Sp Sp, typisch sep (11 r, 3 R); 21 sp sp purpuratae normalkronig. Bei den purpuratae zur Blütezeit nicht eindeutig zwischen R und r zu unterscheiden. (60/152).

62 purpurirubata Sep sep, normalkronig (aus 59/72) × purp.sep:

Aus 112 Samen 105 normalgrüne Pflanzen: 24 Sp Mac rubatae (21 r, 3 R); 81 Sp mac purpuratae (68 r, 13 R). Blühend: 12 normalkronige rubatae (2 R, 10 r); 9 r rubatae typisch sep. Die R rubatae etwas breiterblättrig als die r, die normalkronigen breiterblättrig als die sep. 1 R und 2 r rubatae nicht geschoßt. Von den purpuratae blühen 31 normalkronig (22 r, 9 R) und 20 typisch sep (17 r, 3 R). Von den nicht geschoßten purpuratae im Herbst 10 mit flacheren Rosetten (Sp sp), 16 mit spitzeren, nach oben abstehenden Blättern (Sp Sp), die anderen gestorben. (60/153).

63 purpurata sep × purpurirubata Sep sep, normalkronig (aus 59/72):

Von 105 Samen 91 gekeimt, 88 normalgrüne Pflanzen: 12 Sp Mac rubatae (11 R, 1 r), 76 Sp mac purpuratae (45 R, 31 r), 1 davon gelbgrün panaschiert. Blühend: 3 normalkronige R rubatae und 9 typisch sep (8 R, 1 r). Von den purpuratae 52 blühend: 31 Sep, 21 typisch sep (teils R, teils r), die anderen nicht geschoßt. Im Herbst von den purpuratae 7 mit flacheren Rosetten (Sp sp), die anderen Sp Sp (diese wahrscheinlich auch sep). Starkes Überwiegen der R-Pflanzen. (60/155).

64 purpurirubata Sep sep, normalkronig, Zweig mit gelbgrünrandigen Blättern (aus 59/72) × selbst:

102 blaßgelbgrüne Pflanzen, die nicht über das Kottenstadium hinauskommen und früh sterben. (60/154).

65 purpurirubata Sep sep, normalkronig, S s, normalgelbblütig (aus biennis sulf.) x selbst (aus 59/73):

Von 90 Samen 84 normalgrüne Pflanzen: 4 rubatae mac (2 sp, 2 Sp), 80 mac purpuratae (19 sp, 61 Sp).
Blühend: 3 normalkronige rubatae (2 sp, 1 Sp), 41 normalkronige purpuratae (25 Sp sp, 16 sp sp), 15 purpuratae typisch sep (Sp Sp), die anderen nicht geschoßt. 6 von den purpuratae im Herbst mit flacheren Rosetten. (60/156).

66 R-laetipurpurata (aus 59/91) Sep sep, normalkronig x selbst:

Von 110 Samen 98 Pflanzen : 32 normalgrüne, Mac laetae (16 R, 16 r); 66 blaßgrüne purpuratae (teils R, teils r) und 1 olivgrüner Abweicher. Ein Teil der blaßgrünen purpuratae stirbt; von den 57 überlebenden 44 R, 13 r. Die R purpuratae meist schwächerwüchsig als die r.
Blühend: 20 normalkronige laetae (9 R, 11 r) und 12 laetae typisch sep (7 R + 5 r). Die R-Pflanzen größerblütig als die r. Von den purpuratae kommen 34 zum Blühen: 24 normalkronig (R und r) und 10 typisch sep (R und r). Die laetae 1,8 m hoch, die purpuratae von 10 cm - 1 m. Bei den purpuratae nicht eindeutig zwischen R und r zu unterscheiden. (60/176).

67 r-laetipurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/91) x selbst:

Von 110 Samen 99 gekeimt. Mehrere Pflanzen vom Rüsselkäfer gefressen; 94 überleben, davon 54 purpuratae (2 falcifol, 1 etwas abweichend), 40 Mac laetae (8 stark falcifol). Blühend: 33 normalkronige purpuratae, groß- und mittelgroßblütig, 12 purpuratae typisch sep. Von den laetae kommen 29 zum Blühen: 23 normalkronig, 6 typisch sep. Aufspaltung nach Blütengröße und Blattbreite. Die falcifolia-Pflanzen gestorben. (60/177).

- 68 laetipurpurata Sep sep, normalkronig (aus lamarckiana exruc) x selbst (aus 59/88):
Von 110 Samen 96 Pflanzen: 43 gelbgrüne purpuratae mac, 51 normalgrüne laetae Mac, 2 laetae-ähnliche Pflanzen. Blühend: 42 purpuratae, davon 30 normalkronig, 12 typisch sep. Von den laetae und laetae-ähnlichen 52 blühend: 9 typische laetae sep + 1 trisome laeta sep; 38 typische laetae normalkronig + 4 ähnliche normalkronig. (60/171).
- 69 auctipurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/80) x selbst:
Von 72 Samen 69 Pflanzen: 10 davon ganz gelbgrün (sterben bald), viele heller als normalgrün und leicht granuliert, 18 normalgrün. 58 überleben und werden ausgepflanzt: 18 Pflanzen Mac (auctae, breit- und schmalblättrig), 40 mac purpuratae (breit- und schmalblättrig). 10 von den Mac-Pflanzen R, 8 r. Von den mac-Pflanzen mindestens 19 R (nicht eindeutig zu unterscheiden). Großteil der Pflanzen stirbt durch Lichteinwirkung. Blühend: 5 etwas breiterblättrige mac purpuratae normalkronig und 7 Mac auctae (4 normalkronig, 3 sep). Die 3 sep auctae etwas schmalerblättrig als die normalkronigen. (60/161).
- 70 auctipurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/80)xpurp.sep:
76 Samen ausgesät: 70 gekeimt, 70 Pflanzen. Keine vollkommen gelbgrünen, aber hell olivgrünen Pflanzen. 69 Pflanzen ins Freiland: 19 davon Mac (auctae), 50 mac purpuratae; breiter- und schmalerblättrig, als R und r. Großteil der Pflanzen stirbt durch Sonneneinwirkung nach Regen. Nur 19 kommen zum Blühen: 12 normalkronig, 5 sep (mac und Mac), 2 schon verblüht. Die anderen alle gestorben. (60/162).
- 71 truncopurpurata Sep sep, normalkronig (aus 59/104)xselbst:
50 Samen ausgesät, 17 gekeimt, 17 normalgrüne, gleichförmige Mac-Pflanzen. Alle vollkommen normalkronig. Keine Aufspaltung nach Blütengröße. Petalen messen 34:29 mm. (60/182).

- 72 purpuripercurva Sep sep, normalkronig (59/62) × selbst:
Von 46 Samen 46 gekeimt, 44 normalgrüne Pflanzen: 16 mit typischen purpurata-Rosetten; 26 etwas dichter-rosettige und 2 flach- und dichtrosettige Pflanzen. Diese 28 im Freiland leicht rötlichnervig, die 16 purpuratae vollkommen weißnervig. Es kommen nur 12 Pflanzen zum Blühen, diese alle typisch sep. Schwache Aufspaltung nach Blütengröße. Keine percurva (M, Cu) vorhanden, lauter purpurata-Typen in 3 verschiedenen Formen. Werden 2-jährig weiter untersucht. (60/136).
- 73 purpuricurva Sep sep, normalkronig (aus 59/75) × selbst:
85 gute Samen ausgesät, 76 gekeimt, 76 normalgrüne Pflanzen: 8 tot, 1 Pflanze nicht geschoßt, die anderen 69 alle aufrecht, typisch sep. Keine einzige curva, keine normalkronige Pflanze. Aufspaltung nach verschiedenen purpurata-ähnlichen Typen. Eine sep-Pflanze mit glänzendem, haarlosem Kelch und schmalen, lor-ähnlichen Blättern. (60/302).
- 74 purpurisubcurva Sep sep, normalkronig (aus 59/74) × selbst:
Von 50 Samen 42 gekeimt, 42 Pflanzen: 15 typische purpuratae und 27 Pflanzen mit etwas dichteren Rosetten (eine davon M). Blühend: 10 typische purp. sep (5 solche nicht geschoßt); von den leicht rötlichnervigen Pflanzen mit dichteren Rosetten kommen 21 zum Blühen und sind alle typisch sep (5 tot); die eine M-Pflanze, leicht rötlichnervig, normalkronig mit nickendem Gipfel (die einzige subcurva). Die 10 purpuratae mit typischen purpurata-Früchten (mit defekter Hypanthium-Abbruchstelle), die 22 blühenden, leicht rotnervigen Pflanzen mit kurzen, etwas abgerundeten subcurvans-Früchten. Leichte Aufspaltung nach Blütengröße wahrscheinlich. (60/157).

75 purpurisubcurva Sep sep, normalkronig (aus 59/74) x purp.sep:

Von 70 Samen 59 normalgrüne Pflanzen: 30 davon typische, in den Keimschalen raschwüchsige, weißnervige purpuratae und 29 etwas dunkler grüne, etwas langsamer wüchsige, dichterrossettige Pflanzen, deren Blattnerven nach dem Auspflanzen ins Freiland leicht rötlich werden. Blühend: 28 typisch sep purpuratae (2 solche nicht geschoßt) und 29 schwach rötlichnervige, aufrechte, m, sep purpurata-ähnliche Pflanzen mit subcurvans-Früchten. Erstere 1,5 bis 1,6 m hoch, letztere 1,2 m hoch. Leichte Spaltung nach Blütengröße, alle typisch sep. Keine einzige subcurva. (60/158).

76 purpuridilatata Sep sep, normalkronig (aus 59/61) x selbst:

Früchte sehr gut entwickelt, fast kein feines und grobes Pulver. Von ungefähr 160 ausgesäten Samen 148 gekeimt, 146 Pflanzen: 21 davon weißlichgrün (sterben), 4 hellgrün und weichblättrig (nicht lange lebensfähig), die anderen normalgrün. Keine Panaschierung. 74 Pflanzen Pr, 51 pr. Starke Spaltung nach Blatt- und Rosettenform. 121 Pflanzen ins Freiland; davon 55 blühend: 43 normalkronig (28 Ce M, 15 ce m), 12 typisch sep (6 Ce M, 6 ce m). 42 nicht geschoßt, 24 großteils kleinrosettige erstickt. Unabhängig von der Spaltung Sep-sep Spaltung nach Blattbreite, nach Ce M - ce m, nach behaart - unbehaart, nach P - p, Co - co und nach Kapselform. (60/119).

77 purpuridilatata Sep sep, normalkronig (aus 59/61) x argillicola:

Ungefähr 160 Samen ausgesät, 118 gekeimt, 118 Pflanzen: 19 weißgelb (früh gestorben), 53 panaschiert, 46 normalgrün. Nur eine pr Pflanze. Großteil der Pflanzen bildet argillicola-ähnliche Rosetten, Spaltung aber deutlich. Alles, was blüht, normalkronig. (60/120).

Z u s a m m e n f a s s u n g

=====

Das durch spontane Mutation entstandene sep-Merkmal verhält sich gegenüber allen bis jetzt geprüften Komplexen normal-kroniger Arten völlig rezessiv. Petalendefekte die auf Genlabilität beruhen, wie sie für die instabilen cruciata-Sippen bekannt sind, fehlen gänzlich. Die Dominanz von Sep über sep ist vollkommen.

Im Gegensatz zu den bis jetzt bekannten, in der Blütenform sehr ähnlichen cruciaten Oenotheren zeigt der sep-Faktor in F_2 klare Spaltung nach Mendelzahlen und erweist sich so als monofaktoriell bedingt. Von einer Konversion, wie sie durch die RENNERSchen Arbeiten für die Cr-cr Allele bekannt wurde, ist nichts zu spüren. Dagegen ist das Verhalten von purpurata sep dem von Epilobium hirsutum cruciatum sehr ähnlich, sowohl in der Blütenbildung, als in F_1 und F_2 . Eine von OEHLKERS für sehr wahrscheinlich gehaltene Übereinstimmung zwischen den "Cr-cr" Genen von Epilobium mit denen der Oenotheren trifft also nicht zu, jedoch ist die Parallelität der Erscheinungen zwischen dem sep-Merkmal von Oe. purpurata und der Sepalodie von Epilobium hirsutum "cruciatum" unverkennbar.

Während für die Ausprägungsstärke des cruciata-Charakters von Oenothera mehrere modifizierende, in anderen Chromosomen gelegene Faktoren gefunden wurden, z.B. R und Co, ist dies bei sep nicht der Fall. Weder die Co-co noch die R-r, P, Mac, Ce, Cu, S-s oder Xan-xan-Faktoren und ebensowenig die Behaarungsgene scheinen einen Einfluß auf das sep-Merkmal auszuüben. Dasselbe gilt für Plastiden und andere cytoplasmatische Erbträger.

Als Sitz der das sep-Merkmal hervorrufenden Veränderung konnte einwandfrei das 5·6 Chromosom von *purpurata sep* festgelegt werden, da die Spaltung z.B. von *purpurirubata* nach *sep-Sep* unabhängig von derjenigen nach 1R2 stattfindet. Ebenso kann das 5·6 Chromosom der normalkronigen Arten als Ort der Induktion normaler Petalenentwicklung gelten.

Crossing-over auf der für Normalkronigkeit und Sepalodie verantwortlichen Strecke des 5·6 Chromosoms tritt nur in einigen wenigen Prozenten auf. Da in keiner der zahlreichen F₁ Familien aus Kreuzungen zwischen normalkronigen Arten und sepalodischer *purpurata* jemals eine *sep*-Pflanze gefunden wurde, kann zum mindesten für dieses neue Merkmal somatisches Crossing-over weitgehend ausgeschlossen werden. Diese Frage aber spielt gerade bei der Diskussion der sogenannten "somatischen Konversion" eine Hauptrolle und wird in den späteren Mitteilungen besprochen.

Der *sep*-Faktor ist im 5sep6 *purpurata* Chromosom mit Faktoren für spitzes, ziemlich schmales Blatt und typische *purpurata*-Blattrandzählung gekoppelt. Normalkronige Blüte ist in *rubens* mit *sp*, in *gaudens* aus *lamarckiana* St. und *lamarckiana* *excruc* mit breiterem Blatt als *purpurata* und in *Dalton* mit sehr schmalen Blatt gekoppelt. Bei Verbindungen von *purpurata sep* mit *blandina* und *hookeri* konnte keine deutliche Bindung von *Sep* an einen Blattbreitenfaktor, wohl wegen der nur wenig divergierenden Blattbreiten von *hookeri*, *blandina* und *purpurata*, gefunden werden. In *flavens* wird normale Krone mit dem in 5·6 gelegenen Letalfaktor vererbt. Neben den 5·6 Chromosomen der vorgenannten Typen vermag auch 7·10 von *flavens* und *quaerens*, sowie in schwächerem Maße das R-Chromosom von *rubens*, auf die Blattbreite einzuwirken. Das 5sp6 Chromosom von *rubens* und sehr wahrscheinlich das 7·10 Chromosom von *percurvans* sind an einer Abflachung der Blattrosetten betei-

ligt. Verzögerung der Samenkeimung und eine Verminderung der Knospenbehaarung werden ebenfalls durch das 5·6 Chromosom von *rubens* verursacht. Mit den typischen Behaarungsgenen, die für die Art der Behaarung des Blattrandes der Rosettenblätter verantwortlich sind und die in allen untersuchten Fällen (mit größerer Bivalentzahl) klare Mendelspaltung zeigen, hat 5sp6 jedoch nichts zu tun; seine Wirkung dürfte mehr modifikatorischer Art sein. Die 90° abstehende Blattrandbehaarung von *hookeri* St. und Dalton wird durch die spärliche und sehr eng anliegende Behaarung der Gruppe der *Cernuae* nach Kreuzung völlig unterdrückt, durch die Behaarungs-Gene der "Mac biennis-Gruppe" aber nur ungefähr auf 45° abstehend gemindert. *Rigens*, *tingens*, *albicans*, *punctulans* und *purpurata* vererben einander ähnliche Blattrandbehaarung. Eine mögliche Abstammung der *purpurata* St. von *biennis* und *rubricaulis*, sowie die Herkunft des *albicans*-Komplexes werden diskutiert. Seiner Behaarung nach kann *albicans* weder von den typischen Mac biennis-Komplexen noch von *hookeri* oder *velans*, wohl aber von *rigens*, *tingens* oder *punctulans* abstammen. Für die Lage der Blattrandbehaarungsfaktoren kommen nur die Chromosomenenden 8, 9, 11, 12, 13, 14, in Frage, am wahrscheinlichsten ist 8 oder 9, sicher aber nicht 1, 2, 5, 6, 7, 10.

Pflanzen, die R aus *augens* (aus *parviflora* Wald.) in doppelter Dosis enthalten sind im Gegensatz zu R-Homozygoten aus R *biennis* und R *lamarckiana* lebensfähig. Sie sind jedoch sehr langsam wüchsig und olivgrün.

Die Verbreitung des Maculatafaktors und die sich daraus ergebenden mutmaßlichen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den uns bekannten Komplexen werden allgemein besprochen.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. O. RENNER danke ich von Herzen für all sein Wohlwollen, seine Hilfe und für die schönen Jahre der Zusammenarbeit. Ich werde immer ehrend seiner gedenken. Dank schulde ich auch den Herren Professoren Dr. L. BRAUNER und Dr. H. MERXMÜLLER für Rat und Hilfe nach dem Tode Prof. RENNERS. Besonders danken möchte ich auch Herrn Privatdozent Dr. F. SCHÖTZ, der sich nach dem Tode Prof. RENNERS meiner annahm und mir beim Abschluß meiner Arbeit behilflich war.

L i t e r a t u r

=====

- BAERECHE, M.L.: Zur Genetik und Cytologie von *Oenothera*
ammophila FOCKE, Bauri BOEDIJN, *beckeri*
RENNER, *parviflora* L., *rubricaulis* KLEBAHN,
silesiaca RENNER. Flora (Jena) 138, 57-92 (1944).
- BEADLE, G.W.: Gene structure and gene function. Proc. Intern.
Genet. Sympos. 1956 Tokyo and Kyoto Publ. 1957,
S.1-4.
- " Some recent advances in *Neurospora* genetics.
Ebenda S. 142-145.
- " The role of the nucleus in heredity. Sympos.
on the chemical basis of heredity. Edited by
W.D.Mc Elroy and B.Glass. Baltimore 1957, S.10-11
- BRINK, R.A.: Very light variegated pericarp in maize.
Genetics 39, 724-740 (1954).
- " Basis of a genetic change which invariably
occurs in certain maize heterozygotes.
Science 127, 1182-1183 (1958a).
- " Mutable loci and development of the organism.
J.Cell.and Comp.Physiol. 52, Supp.1, 169-196
(1958b).
- " A stable somatic mutation to colorless from
variegated pericarp in maize. Genetics 43,
435-447 (1958).
- " Paramutation at the R.locus in maize. Cold
Spring Harbor Symposia on Quant. Biology 23,
379-391 (1958).
- " Paramutation at the R.locus in maize plants
trisomic for chromosome 10. Proc.Nat.Acad.Sci.
45, 819-827 (1959).

- BRINK, R.A.: Paramutation and chromosome organization. Quarterly Review of Biol. 35, (1960).
- BRINK, R.A. and W.H. WEYERS: Invariable genetic change in maize plants heterozygous for marbled aleuron. Proc.Nat.Acad.Sci. 43, 1053-1060 (1957).
- BRINK, R.A. and B.MIKULÁ: Plant color effects of certain anomalous forms of the R^r allele in maize. Z.Vererbungslehre 89, 94-102 (1958).
- BRINK, R.A. and D.R. WOOD: The neutral effect of modulator in maize on plant and pollen-tube growth. Americ.J.Bot. 45, 33-44 (1958).
- CATCHESIDE, D.G.: Genes - their nature and function. C.r. Trav. Lab.Carlsberg Ser. physiol. 26, 31-39 (1956).
- " Plant Cytology. In Vistas of Botany, Editor W.B.Turrill. London 1959, S.245-257.
- ERNST, A.: Vererbung durch labile Gene. 1. Teil. Arch. Jul. Klaus-Stiftung. Ergänzungsband zu Bd. 17, 567 Seiten (1942).
- " Austausch und Mutation im Komplex-Gen für Blütenplastik und Inkompatibilität bei Primula. Z.Vererbungslehre 88, 517-599 (1957).
- ESCHENBECHER, F.: Über den Erbgang der Sepaloidie bei Epilobium. Z.Bot. 44, 89-108 (1956).
- GERHARD, K.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Oenothera grandiflora AIT. Dissertation d. Univ. Jena 1929, Gustav Fischer-Verlag.
- GLASS, B.: A summary of the symposium on the chemical basis of heredity. Edited by McElroy and Glass 1957, Baltimore 1957, S. 757-834.
- GOLDSCHMIDT, R.: Heterochromatic heredity. Hereditas Suppl. 1949, S.244-255.

- GOLDSCHMIDT, R.: Marginalia to McClintocks work on mutable loci in maize. *Americ.Natur.* 84, 437-455 (1950).
- " Chromosomes and genes. Cold Spring Harbor Symp. of Quant. Biol. 16, 1-11 (1951).
- " Theoretical genetics. (Univ. of Calif. Press). Berkeley and Los Angeles. 1955, 563 p.
- " On some phenomena in *Drosophila* related to so-called genic conversion. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 43, 1019-1026 (1957).
- " Genic conversion in *Oenothera* ? A critical review. *Americ.Naturalist* 92, 93 (1958).
- HAGEMANN, R.: Somatische Konversion bei *Lycopersicon esculentum* Mill. *Z.Vererbungslehre* 89, 587-613 (1958).
- KAPPUS, A.: Wilde *Oenotheren* in Südwestdeutschland. *Z.Vererbungslehre* 88, 38-55 (1957).
- KLEBAHN, H.: Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen *Oenotheren* aus der Lüneburger Heide. *Jahrb. Hamb.wiss.Anst.* 31, 3. Beiheft, 1-64 (1914).
- " Weitere Beobachtungen über *Oenotheren* aus Nordwestdeutschland. *Z.Vererbungslehre* 39, 8-30 (1925).
- KOWALEWICZ, R.: Entwicklungsgeschichtliche Studien an normalen und cruciaten Blüten von *Epilobium* und *Oenothera*. *Planta* 46, 569-603 (1956).
- LAWRENCE, P.St. and D.M. BONNER: Gene conversion and problems of allelism. Symp.on the chemical basis of heredity. Edited by W.D.McElroy and B.Glass. Baltimore 1957, S.114-122.
- LEDERBERG, J.: Viruses, genes and cells. *Bacteriol.Reviews* 21, 133-139 (1957).

- LEDERBERG, J.: Recombination mechanisms in bacteria. J. cell.comp. Physiol. 45, 75-107 (1955).
- " Linear inheritance in transductional clones. Genetics 41, 845-871 (1956).
- LINDEGREN, C.C.: Mutation and other variations in micro-organisms. C.r.Trav.Lab.Carlsberg Ser. physiol. 26, 253-271 (1956). Siehe dort weitere Literaturangaben über Arbeiten von LINDEGREN und Mitarbeitern bis 1955.
- " et alii: Genetical analysis of clones from a single tetrad of *Saccharomyces* showing non mendelian segregation. Genetica 28, 1-24 (1956).
- " The yeast cell, its genetics and cytology: Priority in gene-conversion. Experientia 14, 444-445 (1958).
- LINDEGREN, C.C. and E.SHULT: The interpretation of genetical data. Experientia 13, 48-50 (1957).
- MAC DOUGAL, VAIL, SHULL and SMALL: Mutants and hybrids of *Oenothera*. Carnegie-Inst. Publ. 24, 1905.
- MAC DOUGAL, VAIL, SHULL and SMALL: Mutations, variations and relationships of the *Oenotheras*. Ebenda 81, 825 (1907).
- Mc CLINTOCK, B.: The origin and behavior of mutable loci in maize. Proc.Nat.Acad.Sci. 36, 344-355 (1950).
- " Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 16, 14-47 (1951).
- " Controlling elements and the gene. Ebenda 21, 197-216 (1956).
- MECHELKE, F. und H.STUBBE: Studien an mutablen Genen. Z.Vererbungslehre 86, 224-248 (1954).

- MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Z.Vererbungslehre 65, 1-71 (1933).
- " Über die genetischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Z.Vererbungslehre 78, 295-337 (1940).
- " Über Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. Z.Vererbungslehre 83, 36-85 (1949).
- " Der Nachweis der Plasmavererbung. Acta Biotheoretica 11, 1-26 (1953).
- MIKULA, B.C.: Progressive conversion of R-lokus in maize. Proc. Nat.Acad.Sci. 47, 566-571 (1961).
- MITCHELL, H.K.: Crossing over and gene conversion in *Neurospora*. Symp. on the chemical basis of heredity. Edited by W.D.McElroy and B.Glass, Baltimore 1957. S.94-113.
- MITCHELL, M.B.: Abnormal recombination of pyridoxine mutants of *Neurospora*. Proc.Nat.Acad.Sci. 41, 215-220 (1955a).
- " Further evidence of aberrant recombination in *Neurospora*. Ebenda 41, 935-937 (1955b).
- " A consideration of aberrant recombination in *Neurospora*. C.r.Trav.Lab.Carlsberg Ser. physiol. 26, 285-298 (1956).
- MULLER, H.J.: On the relation between chromosome changes and gene mutations. Brookhaven Sympos.Biol. 8, 126-147 (1956).
- " et alii: Mutation by alteration of the already existing gene. Genetics 46, 213-226 (1961).
- OEHLKERS, F.: Vererbungsversuche an *Oenothera* II. Z.Vererbungslehre 31, 201-260 (1923).

- OEHLKERS, F.: Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus I. Z.Bot. 22, 473-537 (1930a).
- " Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus II. Ebenda 23, 967-1003 (1930b).
- " Crossing-over bei *Oenothera*. Z.Vererbungslehre 26, 385-435 (1933).
- " Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus III. Ebenda 28, 161-222 (1934/35).
- " Über die Erbllichkeit des cruciata-Merkmals; eine Erwiderung. Ebenda 75, 277-297 (1938).
- " Genetik und Zytogenetik der Pflanzen. Naturforschung und Medizin 53, Biologie, Teil II, 17-60 (1948).
- REIMANN-PHILIPP, R.: Genetische Untersuchungen an Tetraten einer höheren Pflanze (*Salpiglossis variabilis*) Z.Vererbungslehre 87, 187-207 (1955).
- RENNER, O.: Über *Oenothera atrovirens* SH. et BARTL. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der *Oenotheren*. Z.Vererbungslehre 74, 91-124 (1937).
- " Alte und neue *Oenotheren* in Norddeutschland. Feddes Repert. Beiheft 100, 94-105 (1938).
- " Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. Über gigas- und hemigigas-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des cruciata-Merkmals. II. Flora (Jena) 133, 215-238 (1939).
- " Über das Crossing-over bei *Oenothera*. Ebenda 136, 117-214 (1942).
- " und R.SENSENHAUER: Versuche über den Erbgang

des cruciata-Merkmals der Oenotheren III.
Weitere Belege für somatische Konversion.
Z.Vererbungslehre 80, 570-589 (1942).

- RENNER, O.: Beiträge zur Kenntnis des cruciata-Merkmals der Oenotheren IV. Gigas-Bastarde, Labilität und Konversibilität der Cr-Gene. Ebenda 80, 590-611 (1942).
- " Die cytologischen Grundlagen des Crossing-over bei Oenothera. Z.Naturforsch. 3b, 188-196 (1948).
- " Europäische Wildarten von Oenothera II. Ber. Dtsch.Bot.Ges. 63, 129-138 (1950).
- " und Mitarbeiter: Zur Genetik von Oenothera und Epilobium. Z.Naturforsch. 7b, 368-371 (1952).
- RENNER, O.: Europäische Wildarten von Oenothera III. Planta 47, 219-254 (1956).
- " Über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren V. Planta 48, 343-392 (1957).
- " Über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren VI. Z.Vererbungslehre 89, 14-35 (1958).
- " Über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren VII. Flora (Jena) 145, 339-373 (1958).
- " Über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren VIII. Z.Vererbungslehre 89, 377-396 (1958).
- " Somatic conversion in the heredity of the cruciata-Character in Oenothera. Heredity 13, 283-288 (1959).

- RESENDE, F. u. Maria L. TADEU: Somatischer Segmentaustausch zwischen Schwesterchromatiden. Österr.Bot. Zschr. 101, 353-358 (1954).
- RUDLOFF, K.F.: Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* KLEBAHN und *Oenothera rubricaulis* KLEBAHN. Dissertation der Univ. Jena 1929. Leipzig, Verl. Gebr. Borntraeger.
- " *Oenothera pachycarpa* RENNER. Die Gartenbauwissenschaft 3, 499-526 (1930).
- SCHÖTZ, F.: Über Plastidenkonkurrenz bei *Oenothera*. *Planta* 43, 182-240 (1954).
- " und G.A.REICHE: Untersuchungen an panaschierten *Oenotheren* II. *Z.Naturforschung* 12, 757-764 (1957).
- SCHÖTZ, F.: Untersuchungen an den Plastiden von *Oenothera*. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 74, 1961 (im Druck).
- SERRA, J.: A position-effect explanation of gene conversion. *Nature* 183, 700 (1959).
- SIEBS, W.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Erbllichkeit des cruciata-Merkmals bei den *Oenotheren*. *Z. Vererbungslehre* 77, 239-290 (1939).
- STERN, C.: Somatic crossing over and segregation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 21, 625-730 (1936).
- STOMPS, Th.J.: Mutation bei *Oenothera biennis* L. *Biol.Zbl.* 32, 521-535 (1912).
- " Das cruciata-Merkmal. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 31, 166-172 (1913).
- STUBBE, W.: Genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von *Oenothera suaveolens*. *Z.Vererbungslehre* 85, 180-209 (1953).

- STUBBE, W.: Genetische Analyse des Zusammenwirkens von Genom und Plastom bei *Oenothera*. Z.Vererbungslehre 90, 288-298 (1959).
- STURTEVANT, A.H.: Genetic and cytological studies on *Oenothera* I. Z.Vererbungslehre 59, 365-380 (1931).
- VRIES, H.de: Die Mutationstheorie, Bd.I. Leipzig 1901.
- " Die Mutationstheorie, Bd.II. Leipzig 1903.
- " Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Übersetzt von Klebahn. Berlin 1906.
- " Gruppenweise Artbildung. Unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin 1913.
- WEIDEL, W.: Bakteriophagen. Fortschr.Bot. 17, 856-882 (1955).
- WINGE, Ø.: On interallelic crossing over. Heredity 9, 373-384 (1955).
- " Priority in gene-conversion. C.r.Trav.Lab. Carlsberg, Ser.physiol. 31, 343-347 (1960).
- " Polymeric or isomeric genes. Some considerations on genic terminology. C.r.Trav.Lab. Carlsberg, Ser.physiol. 31, 348-350 (1960).
- " and C.ROBERTS: Causes of deviations from 2:2 segregation in the tetrads of monohybrid yeasts. C.r.Trav.Lab.Carlsberg, Ser.physiol. 25, 285-329 (1954).
- " and C.ROBERTS: On tetrad analyses apparently inconsistent with Mendelian law. Heredity 8, 295-309 (1954).

L e b e n s l a u f

Ich wurde am 16.3.30 als Sohn des Studienrates Franz Rossmann und seiner Ehefrau Anna geb. Scheidecker in Nördlingen geboren. Mein Vater starb 1941. Nach 5-jährigem Besuch der Volksschule in Augsburg trat ich 1941 in das dortige hum.Gymnasium bei St. Anna ein und absolvierte nach fast zweijähriger kriegsbedingter Unterbrechung im Jahre 1950 am wiedereröffneten hum. Gymnasium bei St. Stephan. An der dortigen philosophischen Hochschule begann ich dann das Studium der Philosophie und siedelte 1951 an die Universität München über, um mich den Naturwissenschaften zuzuwenden.

Da ich zu dieser Zeit hauptberuflich als Gärtnerlehrling tätig war, konnte ich nur an wenigen Vorlesungen und Übungen teilnehmen. Nach fast einjähriger Unterbrechung des Studiums wegen Krankheit erhielt ich 1953 ein Stipendium für einen einjährigen Studienaufenthalt in den U.S.A. Dort graduierte ich im Sommer 1954 am La Salle College in Philadelphia (B.A.)

Nach meiner Rückkehr nahm ich im Winter 1954 das Studium der Biologie, Anthropologie, Bakteriologie und Bodenkunde an der Universität München wieder auf und begann im Frühjahr 1956 bei Herrn Professor Dr. O. RENNER mit einer genetischen Doktorarbeit. Von 1957 bis zu seinem Tode 1960 war ich bei Herrn Prof. RENNER als wissenschaftliche Hilfskraft angestellt und führte ab 1958 auch seine Versuche mit durch. Daneben war ich von 1957 bis 1961 auch am Botanischen Institut der Universität München als wissenschaftliche Hilfskraft bei verschiedenen Praktika (mikroskopische Übungen und physiologischer Kurs) beschäftigt.

